Pr 3835

Décembre 1990
Trimestriel

Fascicule 4
Tome 21

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

-2 AOUT 1991

BIBLIOTHEQUE MUSEUM PARIS

Publié avec le concours financier du Ministère de l'Environnement

ISSN 0395-7217

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

BUREAU POUR L'ANNEE 1990

Président :
P. OZENDA, Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex. - Tél : 76.90.11.94.

Vice-Présidents :
F. RAMADE, Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, 91405 Orsay Cedex. - Tél : 69.41.78.96.
D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille. - Tél : 91.04.16.33 et Fax : 91.04.16.35.

Présidents honoraires :
G. LEMEE, P. GRISON, J.A. RIOUX, Cl. DELAMARE-DEBOUTEVILLE, G. RICOU, M. LAMOTTE.

Secrétaire Général :
P. JOUVENTIN, C.E.B.A.S.-C.N.R.S., Villiers-en-Bois, 79360 Beauvoir sur Niort. - Tél : 49.09.61.11 et Fax : 49.09.65.26.

Secrétaire Général adjoint :
E. GARNIER-SILLAM, Université Paris XII, Laboratoire de Biologie des Populations et de Zoologie, Biologie des Eaux et des Sols, avenue du Général de Gaulle, 94000 Créteil. - Tél : 48.98.91.44.

Trésorier :
H. MAURIN, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05. - Tél : 40.79.32.74 - Fax : 43.36.13.39.

Trésorier adjoint :
A. CANARD, Université de Rennes 1, Laboratoire de Zoologie et Écophysiologie, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex. - Tél : 99.28.61.56.

CONSEIL POUR L'ANNÉE 1990

BARBAULT R., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex.
Tél : 43.29.12.25.
BELLAN SANTINI D. (adresse ci-dessus).
BONIN G., Université de Provence, Centre St. Jérôme, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, avenue E. Normandie Niemen, 13397 Marseille Cedex. Tél : 91.28.84.37 Fax : 91.02.05.50.
CANARD A. (adresse ci-dessus)
CANCELA DA FONSECA J.-P., Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau. Tél : 64.22.37.40.
CARTON Y., Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutive, C.N.R.S., 91198 Gif-sur-Yvette. Tél : 69.82.37.11.
CORRE J.-J., Laboratoire de Systématique et Géobotanique Méditerranéenne, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonet, 34060 Montpellier Cedex Tel : 67.63.17.93.
DELPECH R., 1 rue Henriette, 92140 Clamart. - Tél : 90.95.00.32 ou 90.30.70.79.
ELKAIM B., Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75002 Paris. - Tél : 43.36.25.25.
GARNIER-SILLAM E., (adresse ci-dessus).
GILLET P., Laboratoire de Zoolgie et Ecologie Marine, 3, place André Leroy, B.P. 808, 49005 Angers Cedex.
GIRARD C., Botanique-Ecologie Végétale, Institut National Agronomique, 78850 Thiverval Grignon. - Tél : 30.54.45.10 - Fax: 30.54.94.54.
GRENOT C., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure. 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05. - Tél : 43.29.12.25.
GUELORGET O., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex. - Tél : 67.63.91.44.
JEANSON C., Laboratoire d'Ecologie Générale, M.N.H.N., 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy. - Tél : 60.46.48.41.
JOUVENTIN P., (adresse ci-dessus).
JULVE P., 59, avenue Jean Degroote, 59270 Bailleul.
LAGAUTERIE (adresse ci-dessous).
LAZARE J.-J., Centre d'Ecologie Montagnarde de Gabas, 64440 Laruns. - Tél : 59.05.32.11.
MAURIN H., (adresse ci-dessus).
MULLER S., Laboratoire d'Écologie, Université de Metz 1, rue des Récollets, 57000 Metz.
OZENDA P. (adresse ci-dessus).
PAUTOU G., Botanique et Biologie Végétale, Univerité de Grenoble, B.P. 68, 38402 St.-Martin d'Hères Cedex. - Tél : 76.51.46.00.
RAMADE F., (adresse ci-dessus).
TESTARD P., Département de Biologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05. — Tél : 43.29.12.25.
TREHEN P., Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan le Grand. - Tél : 99.07.81.81.

CHARGÉS DE MISSION

P. JULVE, Station Internationale de Phytosociologie, Haendries, 59270 Bailleul. - Tél : 28.49.00.83.
P. LAGAUTERIE, D.R.A.E. Haute Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22, place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen. - Tél : 35.72.44.33.

Pr 3835

Trimestriel
Décembre 1990

fascicule **4**
Tome **21**

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

Direction de la publication
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château
91800 Brunoy
FRANCE

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE
reconnue d'utilité publique
par décret du 31 mars 1976

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041558 1

BULLETIN D'ÉCOLOGIE
— TOME 21 - N°4 —
Décembre 1990

SOMMAIRE

N. DJELLALI & F. ROZÉ. — La matière organique d'un sol de steppe à Alfa (Algérie) après paillage. Caractérisation des fractions granulométriques. ... 83
J. BRUNHES & O. VILLEPOUX. — Études structurales et dynamiques sur les écosystèmes de tourbières acides. II. le peuplement des Diptères limonides. ... 91
M. KARAMAOUNA. — Contribution to the study of post-embryonic development and life cycle of Millipedes : the case of two chordeumatidan species living in mediterranean ecosystems of Greece. ... 105
G. CUSSET, R. MAKANY & B. ELKAIM. — La distribution des abondances spécifiques après immigration. ... 111
G. LEMÉE. — Évolution du paysage dans la forêt de Fontainebleau au cours des cinq derniers millénaires. ... 119
J. SEVRIN-REYSSAC. — La gestion de l'eau dans le cours inférieur de la rivière Orge (département de l'Essonne, France). Rôle de l'intervention humaine dans les processus d'autoépuration. ... 128
Résumés de thèses. ... 137
Analyses d'ouvrages. ... 149
Vie de l'Écologie. ... 157

CONTENTS

N. DJELLALI & F. ROZÉ. — The organic matter of an Algerian steppic lands soil. Caracterisation of the particle size fractions. ... 83
J. BRUNHES & O. VILLEPOUX. — Studies on structure and dynamics of acid peat bog ecosystems. II. The Diptera limoniidae communities. ... 91
M. KARAMAOUNA. — Contribution to the study of post-embryonic development and life cycle of Millipedes : the case of two chordeumatidan species living in mediterranean ecosystems of Greece. ... 105
G. CUSSET, R. MAKANY & B. ELKAIM. — The abundance distribution after immigration. ... 111
G. LEMÉE. — Landscape evolution in the Fontainebleau forest area (France) during the last five millenia. ... 119
J. SEVRIN-REYSSAC. — Environmental conditions and phytoplankton in the Orge River and in three overflow pools (Essonne, France). ... 128
Summaries of thesis. ... 137
Book reviews. ... 149
Life of Ecology. ... 157

LA MATIÈRE ORGANIQUE D'UN SOL DE STEPPE À ALFA (ALGÉRIE) APRÈS PAILLAGE.

CARACTÉRISATION DES FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES*

Naceira DJELLALI[1] et Françoise ROZÉ[2]

[1] *Unité de Recherches sur les zones Arides Laboratoire de Botanique - B.P. 119 Rue Danton Alger - ALGÉRIE*
[2] *Université de Rennes I Laboratoire d'Ecologie Végétale - URA CNRS 696 35042 - Rennes CEDEX*

MOTS CLÉS : Paillage - Fractionnement granulométrique - Matière organique du sol - Propriétés morphologiques et biochimiques - Steppes à Alfa d'Algérie.

RÉSUMÉ
(travail original)

Un fractionnement granulométrique par tamisage à 50 µm, sédimentation par densimétrie et centrifugation, permet de séparer les fractions suivantes : sables (> 50 µm), limons (50 - 2 µm), argiles grossières (2 - 0,2 µm) et argiles fines (< 0,2 µm), dans un sol de steppe à Alfa d'Algérie. Il est appliqué à des sols paillés ou non.
Les observations morphologiques, l'étude de lames minces et les variations des teneurs en carbone et azote, montrent que chaque fraction granulométrique présente une matière organique à propriétés et renouvellement distincts. L'utilisation simultanée de ces trois méthodes permet de localiser le déficit en carbone et en azote après paillage, au niveau des sables et des argiles.
La matière organique de la fraction > 50 µm est originale par la présence à la fois d'une matière organique labile et d'une matière organique plus stable constituant des enduits autour des grains de sable. Il apparaît que le déficit en carbone et azote déjà observé dans le sol paillé se situe dans les fractions > 50 µm et < 0,2 µm.

KEY WORDS : Mulching - Particle size fractionation - Soil organic matter - Morphological and biochemical properties - Algerian steppic lands.

SUMMARY
(Original scientific paper)

THE ORGANIC MATTER OF AN ALGERIAN STEPPIC LANDS SOIL. CARACTERISATION OF THE PARTICLE SIZE FRACTIONS.
By successive wet sieving at 50 µm, sedimentation and centrifugation, the following fractions are separated : sands (> 50 µm), silts (50-2 µm), coorse clay (2-0,2 µm) and fine clay (< 0,2 µm), from an algerian steppic soil. One mulched soil is compared with a soil without mulching.
Fractionation show a deficit of carbon and nitrogen after mulching. This decrease is situated in the fine clays and in the sands. The silts and coorse clays include more organic matter after mulching.
A point-to-point sampling method is used in order to investigate thin sections and to compare with morphological observation and carbon variation. Distinct properties of each particle size are shown with regard to their composition and turnover. In thin sections, pores, sands, organomineral agregates, sand coats and plant fragments are quantified. After mulching sand coats are finer and organomineral agregates more voluminous.
Organic matter of the sand fraction is appeared to accumulate both labile organic matter and more stable one (high C/N).
The particle size fractionation is applied to the litter amended soil. Losses of carbon and nitrogen from the whole soil during amendment were examined from the particles > 50 µm and < 0,2 µm.
Micro-organisms were stimued in a first time by mulching (improvement of soil) and have attacked old organic matter. Ten years after the operation organic reserve have decrease.

INTRODUCTION

Les steppes à Alfa (*Stipa tenacissima* L.) constituent en Algérie un domaine naturel privilégié pour le mouton et sont dégradées depuis longtemps.

Des pratiques d'aménagement, basées sur les potentialités biologiques de la plante, la protection et la reconstitution des sols ont été menées dès 1975. Selon une technique préconisée par BOURAHLA ET GUITTONNEAU en 1978 les touffes d'Alfa ont été débarrassées des brins morts qui ont été épandus comme paillage naturel. Cette opération a été effectuée une seule fois en 1978.

* Manuscrit reçu le 27 mars 1990 ; version révisée acceptée pour publication le 10 octobre 1990.

Les résultats préliminaires ont mis en évidence, à court terme, une reprise de l'activité biologique et de la végétation ; mais l'étude de la microbiologie du sol a révélé à long terme, un épuisement en carbone et azote de l'horizon superficiel, à la suite de la pratique du paillage (DJELLALI, 1981).

Afin d'analyser cet effet à long terme, nous avons tenté de caractériser la matière organique d'un sol témoin et d'un sol soumis au paillage. Nous comparons, 11 années après cette pratique, d'une part les caractéristiques micromorphologiques des sols paillés et non paillés et d'autre part les teneurs en carbone et azote des différentes fractions granulométriques.

MILIEU ÉTUDIÉ

La station expérimentale étudiée est située à 300 km au S.E. d'Alger (Ain-Oussera), en bordure Nord de la steppe à Alfa. Les principales caractéristiques de ce milieu ont été décrites par DJELLALI *et al.* (1985).

L'humus est de type mull calcaire. Le sol brun calcaire est structuré en agrégats par des ciments argilo-humiques. Les propriétés physico-chimiques du sol sont résumées dans le tableau I.

Le pédoclimat est caractérisé par une faible humidité des sols (2 à 5 %), l'humidité équivalente étant de l'ordre de 15 %. Les températures sont élevées en été pendant la période de sécheresse.

La végétation est caractérisée par *Stipa tenacissima* L. qui est abondant; deux espèces l'accompagnent, *Lygeum spartum* L. et *Artemisia herba alba* L.

MÉTHODES

ÉCHANTILLONNAGE

Dans deux parcelles -« paillée » et « non paillée »- de 4 ha chacune, cinq zones permanentes de 4 m² sont délimitées. Les prélèvements sont effectués dans chaque zone au niveau du sol nu, à environ 50 cm des touffes, dans l'horizon 0-10 cm.

LAMES MINCES

Les prélèvements et la réalisation des lames minces suivent un protocole similaire à celui de DELAYE (1984). L'observation est réalisée à la loupe binoculaire. L'interprétation est faite par une méthode d'échantillonnage par points (ROZÉ, 1989). Des lames minces ont été réalisées en stations paillées et non paillées de 0 à -5 cm. Deux lames par station ont été réalisées, leur homogénéité est remarquable. Il est apparu qu'un effectif de 100 points de lecture était statistiquement suffisant pour différencier et quantifier les différents constituants du sol.

FRACTIONNEMENT GRANULOMÉTRIQUE

La méthode choisie est basée sur le tamisage à l'eau et sur la sédimentation par densimétrie et centrifugation. La fraction supérieure à 50 µm est purifiée à l'aide de $ZnSO_4$ (D 1,4), les fractions inférieures à 50 µm subissent des centrifugations successives (LADD *et al.*, 1976 ; BRÜCKERT, 1979 ; OUDINOT, 1985 ; CORTEZ, 1989). Les observations morphologiques des différentes fractions granulométriques sont réalisées en microscopie photonique et électronique à balayage.

MÉTHODES DE MESURE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE

Le carbone total est dosé par combustion sèche grâce à un analyseur carmograph 8 Wosthoff. L'azote total, après minéralisation acide et distillation au Buchii, est mesuré par titrimétrie.

RÉSULTATS

ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES

Caractéristiques physico-chimiques de l'horizon 0-10 cm du sol paillé et non paillé

Le tableau I montre que le paillage a accentué la texture sableuse du sol. Les teneurs en éléments minéraux et le pH varient peu.

L'effet du paillage se traduit par la présence d'une matière organique à C/N plus bas, due à un comportement biologique différent (DJELLALI, 1981).

Répartition du carbone et de l'azote dans les fractions granulométriques

L'analyse des fractions granulométriques (tableau II) montre une certaine richesse en matière organique de la fraction argileuse fine, pondéralement minoritaire dans le sol (FIG. 1).

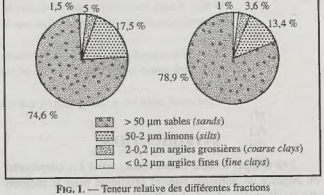


FIG. 1. — Teneur relative des différentes fractions par rapport au poids du sol.
Relative amount of different fractions with regard to soil weight.
NP : sol non paillé *non mulched soil* — P : sol paillé *mulched soil*

TABLEAU I — Caractéristiques physico-chimiques de sols paillé (P) et non paillé (NP) (horizon 0-10 cm) (d'après DIELLALI, 1981).
Physico-chemical characteristics of mulched soil (P) and of non mulched soil (NP) (Level 0-10 cm).

	Granulométrie % fraction fine séchées à l'air *(% fine fraction - air dryed)*				Texture	CaCO3 de la fraction fine *(in fine fraction)*	pH eau *(water)* 1/2,5 Hcl 1/2,5	Cations échangeables (meq/100 g) *(exchangeable cations)*				∑ Cations échangeables ∑ *exchangeable cations* (meq/100 g)	C %	N%	C/N
	2000 200 µm	200 20 µm	20 2 µm	< 2 µm				Ca	Mg	K	Na				
NP	52,6	31,5	8,6	6,5	SL	11,3	8,0 7,7	54,79	1,73	0,81	0,09	57,42	2,13	0,17	12,3
P	52	34,4	5,9	4,6	S	9,2	7,9 7,7	51,95	1,23	0,63	0,06	53,81	1,78	0,19	9,3

TABLEAU II — Teneurs en carbone (C) et azote (N) des fractions granulométriques des sols paillé (P) et non paillé (NP) (% poids de la fraction).
Carbon (C) and nitrogen (N) amount of fractions in mulched soil. (P) and non mulched soil (NP) (% weight of fraction).

		C %	N %	C/N
> 50 µm sables *(sands)*	NP	0,93	0,11	8,5
	P	0,59	0,08	7,6
50-2 µm limons *(silts)*	NP	4,40	0,34	12,9
	P	4,92	0,54	9,1
2-0,2 µm argiles grossières *(coarse clays)*	NP	3,56	1,03	3,4
	P	4,37	1,22	3,6
< 0,2 µm argiles fines *(fine clays)*	NP	13,96	2,18	6,4
	P	10,29	1,78	5,8

TABLEAU III — Facteurs d'enrichissement en carbone (FC) et en azote (FN) des différentes fractions granulométriques des sols paillé (P) et non paillé (NP).
Enrichment factors in carbon (FC) and nitrogen (FN) of different fractions in mulched soil (P) and non mulched soil (NP).

		> 50 µm	50-2 µm	2-0,2 µm	< 0,2 µm
FC	NP	0,46	2,06	1,57	6,5
	P	0,33	2,76	2,45	5,7
FN	NP	0,64	2	5,88	12,8
	P	0,40	2,84	6,42	9,3

$$F = \frac{\text{C ou N \% poids de la fraction}}{\text{C ou N \% poids du sol}}$$

$$F = \frac{\text{C or N \% fraction weight}}{\text{C or N \% soil weight}}$$

Afin d'interpréter la répartition du carbone et de l'azote dans les différentes fractions, CHRISTENSEN et SORENSEN (1985) utilisent le rapport entre le pourcentage de carbone (CF) ou d'azote (NF) en poids dans la fraction et le pourcentage de carbone ou d'azote dans l'ensemble des fractions du sol. Le tableau III compare ces facteurs CF et NF. Il apparaît que la fraction la plus fine est proportionnellement la plus riche en matière organique. Pour le carbone comme pour l'azote, le paillage entraîne une diminution dans la fraction la plus grosse (> 50 µm) et dans la fraction la plus fine (< 0,2 µm). Dans les fractions argileuse grossière (2-0,2 µm) et limoneuse (50-2 µm), il y a enrichissement en carbone (FIG. 2). Un enrichissement en azote se produit également dans la fraction limoneuse.

Les rapports C/N des fractions du sol paillé sont plus faibles que ceux des fractions du sol non paillé, le gradient est le suivant : limons > sables argiles fines > argiles grossières. Seul le C/N de la fraction limoneuse se rapproche de celui du sol total.

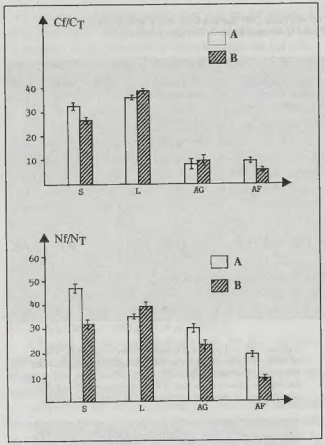


FIG. 2. — Répartition du carbone (CF) et de l'azote (NF) des différentes fractions d'échantillons des stations paillées et non paillées par rapport au carbone total (CT) et à l'azote total (NT).
A non paillé ; B paillé.
Fraction carbon (CF) and nitrogen (NF) assessment in mulched soil (P) and non mulched soil (NP) with regard to total carbon and total nitrogen. A non mulched soil B mulched soil.

La distribution du carbone ou de l'azote des différentes fractions par rapport au carbone ou azote total préexistant est schématisée sur la figure 2. Pour chaque fraction, le carbone représente 6 à 38 % du carbone total, l'azote, 9 à 48 % de l'azote total ; plus de 30 % du carbone total s'accumule dans les fractions limoneuse et sableuse, pondéralement majoritaires ; moins de 10 % se retrouvent dans la fraction argileuse. L'azote évolue dans le même sens.

Effet du paillage sur la répartition du carbone et de l'azote dans les fractions granulométriques

Le fractionnement montre que l'appauvrissement en carbone et azote après paillage, se situe au niveau de la fraction très fine (argiles) ou supérieure à 50 µm (sables). Les fractions 2-0,2 µm et 50-2 µm renferment un peu plus de matière organique après paillage. Les argiles grossières toutefois accusent une diminution d'azote.

ANALYSES MICROMORPHOLOGIQUES

DES LAMES MINCES

Différents éléments ont été quantifiés : les sables, les pores, les agrégats organo-minéraux, les débris et les enduits adhérents aux sables (FIG. 3). Les sables représentent la part la plus importante en volume occupé. Les agrégats organo-minéraux sont compacts et constitués d'éléments très fins. Les enduits sur les sables se présentent sous forme d'une pellicule ou fine croûte, quasiment tous les grains de sable possèdent des enduits.

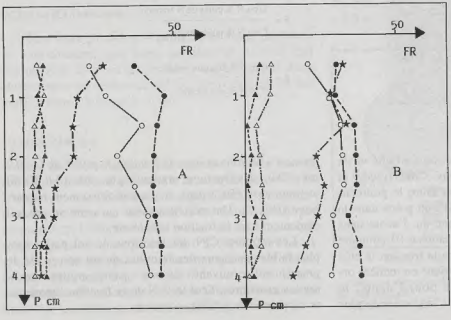


FIG. 3. — Fréquence relative (FR) des différents éléments constitutifs des sols paillé et non paillé de steppe à Alfa à partir de l'analyse de lames minces :
Relative frequency (FR) of the different elements of mulched soil and non mulched soil of Alfa steppe from thin sections.

o——o pores (*pores*),
●----● sables (*sands*),
+——+ agrégats organominéraux (*organo-mineral agregates*)
▲----▲ enduits au tour des grains de sable (*sand coats*),
Δ----Δ débris végétaux (*plant fragments*)

A non paillé ; B paillé ; P profondeur en cm.
A non mulched soil B mulched soil.

Dans les échantillons paillés, la porosité a diminué, les enduits sur les sables sont moins épais, les agrégats organo-minéraux occupent un volume plus important et sont plus lâches que dans les sols non paillés. Les variations en fonction de la profondeur sont équivalentes et faibles.

DES FRACTIONS GRANULOMÉTRIQUES

Fraction sableuse (> 50 µm) (photos 1 A, 1 B)

L'observation microscopique de cette fraction montre des débris très hétérogènes d'origine organique mêlés à des hyphes fongiques. Par ailleurs, autour de chaque particule de sable, apparaît une pellicule noirâtre, moins épaisse dans les échantillons paillés. La nature organique de cette pellicule a été mise en évidence par perte au feu.

Fraction limoneuse (50-2 µm) (photos 2 A, 2 B)

Cette fraction apparaît plus hétérogène que la précédente, elle contient des microagrégats organisés autour d'éléments minéraux et organiques. De rares fragments organiques, qui semblent peu dégradés, se mêlent à cette fraction dans les échantillons paillés.

Fraction argileuse grossière (2-0,2 µm) (photos 3 A, 3 B)

Des débris d'origine probablement microbienne apparaissent intimement associés à de la matière minérale.

Fraction argileuse fine (< 0,2 µm) (photos 4 A, 4 B)

Elle est essentiellement composée de plaquettes argileuses fines à la surface desquelles s'absorbent des produits provenant probablement du métabolisme microbien. Des structures organiques plus ou moins dégradées sont présentes dans les échantillons paillés.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Le fractionnement granulométrique suivi de l'analyse fine de chaque partie permet de distinguer les compartiments où la matière organique subit des transformations après la pratique du paillage. L'utilisation de plusieurs méthodes à différents niveaux d'observation permet de mieux caractériser une matière organique probablement d'origine ancienne.

Les fractions argileuses, généralement décrites comme étant celles qui retiennent le plus de matière organique (Chichester, 1969 ; Bruckert *et al.*, 1978 ; Andreux et Correa, 1979 ; Anderson *et al.*, 1981 ; Christensen et Sorensen, 1985 ; Oudinot, 1985), sont dans le sol étudié effectivement les plus riches en matière organique mais ces fractions sont faiblement représentées. Leurs C/N bas, en particulier celui de la fraction 2-0,2 µm, traduisent la présence d'une matière organique labile et récente, probablement d'origine microbienne. Après paillage, le déficit en carbone et azote de la fraction argileuse fine reflète sa forte biodégradabilité.

Les fractions limoneuse et sableuses sont celles qui accumulent le plus de carbone et d'azote tout en ne dépassant pas 30 % du carbone total par fraction, ce qui est en accord avec la plupart des travaux Bruckert *et al.*, 1978 ; Bruckert, 1979 ; Turchenek et Oades, 1979 ; Feller *et al.*, 1983 ; Tiessen et Stewart, 1983). Le C/N élevé de ces deux fractions, traduit la présence d'une matière organique à minéralisation lente, difficilement biodégradable et donc relativement stable.

La matière organique de la fraction sableuse est particulièrement originale dans ces sols steppiques. Elle est bien reconnaissable en microscopie car des enduits organiques adhèrent aux grains de sable.

Après le paillage, le sol a montré un déficit en carbone et azote. Il apparaît qu'il se situe au niveau de la fraction sableuse et de la fraction argileuse fine.

La matière organique fixée autour des particules sableuses semble constituée d'une partie très stable et d'une partie plus labile ayant été attaquée après paillage.

La microflore du sol, stimulée par l'amélioration des conditions pédoclimatiques due au paillage a exercé son action sur la matière organique préexistante car les produits néoformés de la litière apportée ont été bloqués en surface par des ions Ca^{++} très abondants dans le milieu (Djellali, 1981).

L'enrichissement en carbone et azote des limons s'expliquerait plus par une « contamination » de ces derniers par des particules fines. Une saturation des sites argileux par des produits microbiens surviendrait.

Un niveau d'équilibre des argiles pourrait être atteint et induirait, au moment du paillage, une occupation d'autres sites tels que ceux des limons. L'étude des lames minces montre que la matière organique apportée par le paillage participe à la constitution d'agrégats organo-minéraux, moins denses que les enduits autour des sables.

La pratique du paillage provoque, à court terme, une activation des microorganismes. Par contre, au terme d'une décennie, il semble que les réserves organiques du sol aient diminué.

Ces sols semblent posséder une forme de matière organique très ancienne (fossile) qui doit être attaquée lors de la réactivation liée au paillage. Une part de cette matière organique serait localisée autour des grains de sable.

Le paillage provoquerait donc à long terme un appauvrissement des réserves du sol.

REMERCIEMENTS

Que Monsieur le Professeur J. Touffet soit ici remercié d'avoir accueilli N. Djellali durant trois ans dans le laboratoire qu'il dirige.

Planche I. — Observation au microscope électronique à balayage des fractions granulométriques d'un sol de steppe à Alfa (A non paillé - B paillé) :

1A et 1B : fraction > 50 µm (sables)
3A et 3B : fraction 2-0,2 µm (argiles grossières)

Scanning observations of Alfa steppe soil fractions (A non mulched soil - B mulched soil) :
1A et 1B : fraction > 50 µm (silts)
3A et 3B : fraction 2- 0,2 µm (fine clays)

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM PARIS

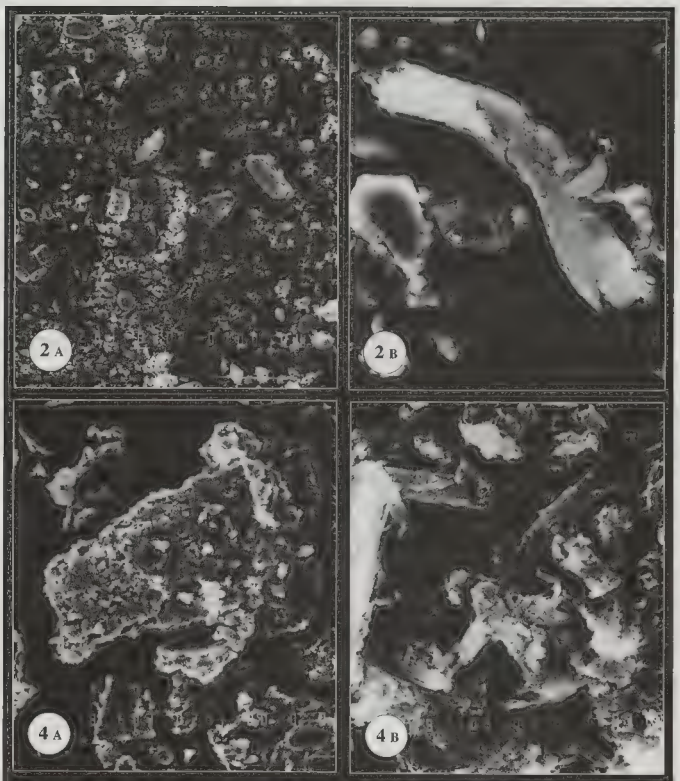


PLANCHE 2. — Observation au microscope électronique à balayage des fractions granulométriques d'un sol de steppe : Alfa (A non paillé ; B paillé)

2A et 2B : fraction > 50 µm (sables)
4A et 4B : fraction < 0,2 µm (argiles fines)

Scanning observations of Alfa steppe soil fractions (A non mulched soil ; B mulched soil)

2A et 2B : fraction > 50 µm (silts)
4A et 4B : fraction < 0.2 µm (fine clays)

BIBL DU MUSEUM PARIS

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON, D. W., SAGGARS, S., BETTANY, J. R. & STEWART, J W., 1981. — Particle size fractions and their use in studies of soil organic matter I - The nature and distribution of forms of carbon, nitrogen and sulfur. *Soil Sci. Soc Am J.*, 45 (4) 767-772

ANDREUX, F. & CORREA, A., 1979. — Caractères généraux de la matière organique des sols eutrophes et mésotrophes affectés ou non par des migrations particulaires. *Colloques internationaux du C.N.R.S* n° 303.

BOURAHLA, A. & GUITTONNEAU, G. G., 1978. — Nouvelles possibilités de régénération des nappes alfatières en liaison avec la lutte contre la désertification. *Bull Inst Ecol App Orléans*, 1 . 19-40.

BRUCKERT, S., 1979. — Séparation des complexes organo-minéraux et des matières organiques libres par tamisage dans l'eau : application aux sols à complexes argilo-humiques floculés. *Ann Sci de l'Université de Franche-Comté Besancon, Bio Vég* , 3ème ser , fasc. 20 : 3-7

BRUCKERT, S., ANDREUX, F., CORREA, A., AMBOUTA, K. J. M. & SOUCHIER, B., 1978. — Fractionnement des agrégats appliqué à l'analyse des complexes organo-minéraux des sols. *In « Proc. 11ème congrès AISS, Admonton, Canada »*, 81 92.

CHICHESTER, F.W., 1969. — Nitrogen in soil organo-mineral sedimentation fractions. *Soil Sci* , 107 : 356-363

CHRISTENSEN, B. T. & SORENSEN, L. H., 1985. — The distribution of native and labelled carbon between soil particle size fractions isolated from longterm incubation experiments. *J. of Soil Sci.*, 36 219 229

CORTEZ, J., 1989. — Effect of drying or rewatting on mineralization and distribution of bacterial constituents in soil fractions. *Biol. Fertil Soil*, 7 : 142-151

DELAYE, R., 1984. — Notes techniques sur la préparation des lames minces dans les matériaux meubles. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine, Bordeaux*, n°35 153-158

DJELLALI, N , 1981 — Contribution à l'étude microbiologique des sols à Alfa (*Stipa tenacissima* L.) Minéralisation de l'azote et du carbone dans le sol à Alfa de Ain-Oussera (W. de Djelfa) ; effet du paillage sur cette activité, *Thèse Magister, Univ Sci. Technol. Houari Boumediène, Alger*, 104 p.

DJELLALI, N., BILLES, G , BOUNAGA, N. & LOSSAINT, P.,1985. — Étude de l'activité biologique des sols de la steppe à Alfa d'Algérie. Minéralisation du carbone et de l'azote *Acta Œcologia, Œcol Plant*, vol. 6 (20), n° 3 : 289-307.

FELLER, Ch., BERNHARDT REVERSAT, F., GARCIA, J L., DANTIER, J J., ROUSSOS, S. & VAN VLIET LANOE, B., 1983. — Étude de la matière organique de différentes fractions granulométriques d'un sol sableux tropical. Effet d'un amendement organique (compost). *Cah ORSTOM, Ser. Pédol.*, vol. XX, n° 3 : 223-238.

LADD, J. N., PARSONS, J. W & AMATO, M., 1976 — Studies of nitrogen immobilization and mineralisation in calcareous soils. I Distribution of immobilized nitrogen amongst soil fractions of different particle size and density *Soil Biol Biochem.*, 9 : 309-318.

OUDINOT, O , 1985. — *Fractionnement physique de la matière organique. Distribution du carbone natif et marqué entre les fractions granulométriques de deux sols méditerranéens incubés avec du matériel végétal marqué au 14 C.* Mémoire de DEA. Inst Nat. Polytech de Lorraine, Nancy, 27 p.

ROZÉ, F , 1989. — Mise au point d'une méthode d'échantillonnage par points pour l'interprétation de lames minces :application à la comparaison de deux humus de landes après incendie. *Rev. Ecol Biol. Sol*, 26 (2) : 189-196.

TIESSEN, H. et STEWART, J. W. B., 1983. – Particle size fractions and their use in studies of soil organic matter . II Cultivation effects on organic matter composition in size fractions *Soil Sci Soc. Am J.*, 47 : 509-514.

TURCHENEK, L. W. & OADES, J. M., 1979. — Fractionation of organo-mineral complexed by sedumentation and density techniques. *Geoderma*, 21 : 311-343.

Bull. Ecol., t. 21 (4) 1990 : 91-104

ÉTUDES STRUCTURALES ET DYNAMIQUES SUR LES ÉCOSYSTÈMES DE TOURBIÈRES ACIDES

II. Le peuplement des Dipteres limonides*

Jacques Brunhes et Olivier Villepoux

Laboratoire d'Écologie Appliquée Université Blaise Pascal Campus des Cézeaux 63177 - Aubière Cedex.

MOTS CLÉS : Tourbière acide - Insectes Diptères Limonides - Structures de peuplements - Production secondaire - Phénologie.

KEY WORDS : Peat-bog - Insects Diptera Limonids - Communities structures - Secondary production - Phenology

RÉSUMÉ
(Travail original)

Les auteurs analysent tout d'abord la structure spatiale du peuplement de Limonides (Diptères : Nématocères) d'une tourbière acide de montagne. Le long du transect étudié ce peuplement se subdivise en trois communautés distinctes : la première se développe dans les groupements eutrophes bordant la tourbière ; la seconde est formée d'espèce hydrophiles et acidotolérantes qui sont localisées dans les groupements à Carex rostrata et dans un Ligulario-Polygonetum ; la troisième est centrée sur les groupements acides du haut marais

L'analyse numérique et pondérale de ce même peuplement montre qu'aux groupements végétaux les plus productifs sont associées des communautés d'insectes à forte production secondaire et Inversement.

Cette étude de la biomasse révèle également que pour un même genre d'insectes, les espèces vivant dans les groupements eutrophes sont plus lourdes que les espèces dont les larves se développent dans les groupements végétaux oligotrophes

Enfin, l'analyse des structures temporelles de ce peuplement met en évidence que l'occupation maximale de la strate aérienne pendant la belle saison réalisée par l'ensemble du peuplement résulte de la superposition de deux stratégies différentes. Il s'agit d'une part de celle des espèces sténotopes qui n'occupent que brièvement la strate aérienne (= sténochronie) et d'autre part celle des espèces eurytopes (= ubiquistes) qui sont présentes pendant de longues périodes (eurychronie) à l'état imaginal. L'ensemble du peuplement occupe la strate aérienne aussi complètement que le permettent les températures moyennes annuelles

Ces observations, effectuées dans un écosystème ancien et stable, sont discutées

SUMMARY
(Original scientific paper)

STUDIES ON STRUCTURE AND DYNAMICS OF ACID PEAT BOG ECOSYSTEMS. II. THE DIPTERA LIMONIDAE COMMUNITIES.

The authors analyse first the spatial community structure of Limonides (Diptera . Nematocera) in an acid peat-bog mountain A new emergence trap, which dont perturbe vegetation grow, is used. Along the studied transectun thus community subdivises into three distinct subcommunities : the first of these develop in eutrophics and muddy plant communities which expand around the peat-bog ; the second is composed of hydrophilic and acidotolerent species which are associated with Ligulario-Polygonetum and plant communities where Carex rostrata is prevailing ; the third subcommunity is centred on very acid biotops and low moor plant communities. However some ubiquist species develop all along the transection. Thirty species were catched during this study

Numeric and weight analysis of the same Limonid community point out that with the most productive plant community is associated the optimal secondary productive Limonid community. The secondary production expressed in terms of number of individuals per m² per year as well as in terms of dry weight follows a logarithmic progression all along this transection. The more productive community allows the emergence of 654 limonids/m²/year and the less productive (hight moor land) only 21. This production agrees respectively with 607,90 and 7,53 dry weight mg/m²/year

This study of limonid biomass shows strangely that, for the same genus of Limoniidae, the species caracteristic of oligotrophic plant communities are smaller and lighter than the homologous species related to the eutrophic plant communities.

Finally, the analysis of the temporary structures of this community reveals clearly that the optimal occupation of the aerian layer by the whole limonid community, results from the superposition of two different strategies This is, first, the stenotopics species strategy which occupies the aerian layer for a short time (= stenochrony) and secondly the eurytopics species strategy which stays in aerian layer during long periods (= eurychrony). The whole limonid community occup regularly the aerian layer as well as temperature permits it.

The significance of these space and time structures observed in an old and lasting ecosystem is being discussed.

* Manuscrit reçu le 14 février 1990 ; version révisée acceptée pour publication le 20 octobre 1990

INTRODUCTION

Cet article s'inscrit dans le cadre d'une étude faunistique et écologique des peuplements d'Arthropodes qui se développent dans les tourbières acides du Massif central français. Son but est d'analyser, dans un écosystème exempt de perturbations anthropiques récentes, l'organisation de différents peuplements d'Insectes et d'Araignées pour en dégager les structures relationnelles existant entre groupes spécifiques et élucider leurs rapports avec les successions phytosociologiques.

Le lac-tourbière de Chambedaze, situé sur le plateau du Cézallier (63), a été choisi comme site principal d'investigations pour ces recherches. Son histoire et sa végétation ont été décrits dans un article précédent (JULVE *et al*., 1989), et le présent travail constitue le premier volet de l'étude des peuplements arthropodiens de cette tourbière. Il est consacré aux Limonides (*Diptera, Nematocera, Limonidae*).

Cette Famille de Diptères Nématocères à larves édaphiques très liées à l'eau est particulièrement bien représentée dans les milieux tourbeux. Il a en effet été démontré (BRUNHES, 1990) que plus de 50 espèces différentes se développaient dans les groupements végétaux caractéristiques des tourbières acides. Cette grande diversité, alliée à leur présence dans tout le marais, nous ont semblé des éléments très favorables pour l'étude envisagée.

Celle-ci s'attachera à mettre en évidence les structures spatiales, temporelles puis énergétiques de ce peuplement et à rechercher leurs implications écologiques ainsi que leurs relations avec les différents groupements végétaux.

SITE D'ÉTUDE - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons choisi d'effectuer cette étude le long d'un transect radial parcourant une série végétale dynamique complète caractéristique des sites tourbeux acides de cette région.

Ce transect (FIG. 1) débute en bordure de la tourbière dans une mégaphorbiée sous Bouleaux, Aulnes et Saules (station 1); le sol y est formé de tourbe neutre (pH = 7,2) mêlée à des matériaux détritiques provenant du bassin versant tout proche. En position plus interne, un groupement très mouillé à *Carex rostrata* et Ligulaire de Sibérie abrite la station suivante (station 2); le sol est toujours formé de tourbe, mais les apports détritiques y sont beaucoup plus rares et son pH commence à s'acidifier légèrement (pH = 6,7). Le transect traverse ensuite un groupement à *Carex*

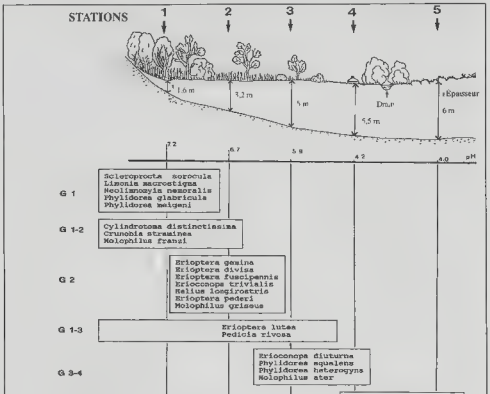


FIG. 1 — Structure spatiale du peuplement de Limonides le long du transect étudié dans la tourbière de Chambedaze.

Spatial structure of Limonid community along the studied tract in the peat-bog of Chambedaze

lasiocarpa (station 3) assurant la transition entre la périphérie, au sol proche de la neutralité (stations 1 et 2), et le centre, très acide, de la tourbière (stations 4 et 5). Hors d'atteinte de l'eau minéralisée provenant du bassin versant, les Sphaignes font ici leur apparition ; les arbres sont rares et le pH du sol est voisin de 5. Les deux dernières stations, bien qu'à quelques dizaines de mètres seulement de la précédente, sont situées dans les groupements végétaux les plus caractéristiques des tourbières acides : la station 4 est placée dans un haut-marais actif (*Sphagetum magellanici*) aux buttes de Sphaignes bien développées (pH = 4,2), tandis que la station 5 occupe un haut-marais terminal à Callune et Scirpe cespiteux (pH = 4). Tous les groupements végétaux rencontrés, ainsi que les caractéristiques physico-chimiques des sols et de l'eau, ont été décrits en détail par JULVE *et al.*,1989.

Le long de ce transect de 200 mètres, la strate arborée disparaît donc progressivement ; l'alimentation hydrique, topogène dans les stations 1 et 2, devient strictement ombrogène dans les stations 4 et 5 ; la nappe phréatique, affleurante dans les deux premières stations, s'éloigne de la surface à mesure que l'on progresse vers le centre ; le pH du sol passe de 7,2 à 4, et la végétation herbacée, haute et dense à la périphérie, s'abaisse régulièrement pour devenir basse et éparse dans les hauts-marais, cédant la place aux mousses puis aux chaméphytes. Ainsi de nombreux gradients écologiques évoluent de concert le long de ce transect dont la succession synchronique des biotopes retrace l'évolution diachronique potentielle de la tourbière. Par ailleurs, au regard de ces facteurs écologiques, la station 3 apparaît comme un milieu « charnière » entre les deux pôles, minérotrophe et oligotrophe, de cette succession.

Pour réaliser cette étude, nous avons mis au point un modèle de piège à émergences recouvrant 1/2 m² de sol (BRUNHES, 1981). La présence de ce piège ne modifie qu'au minimum les conditions climatiques sous-jacentes ; il peut donc rester en place pendant tout un cycle de végétation sans perturber le biotope ni les producteurs primaires. Ce piège capture les imagos des Insectes holométaboles à larves édaphiques et permet donc de connaître avec une grande précision les lieux de développement larvaire de chaque espèce ; il permet aussi d'en analyser quantitativement les peuplements.

Les pièges à émergences ont été mis en place fin avril et retirés début novembre, ce qui couvre la quasi-totalité de la période d'éclosion des Limonides. Pendant cette phase de capture, ils ont été relevés chaque semaine. Une première série de 5 pièges a été utilisée en 1981, puis une seconde série de 10 pièges (deux par station) lui a succédé en 1984. Les emplacements furent déterminés au hasard au sein d'une aire considérée comme homogène.

Lors de l'étude de la structure spatiale du peuplement, nous analyserons la diversité spécifique de chaque station. Cette diversité est le résultat de deux composantes : le nombre d'espèces présentes (ou richesse spécifique), et l'équitabilité de leur répartition d'abondance (BLONDEL, 1979). Ce dernier paramètre sera mesuré, à partir de l'indice de diversité de SHANNON, par la formule : $E = -\sum p_i . \ln(p_i)/\ln (N)$, où chacune des N espèces présentes dans la station intervient par la fréquence p_i de ses individus (LEGENDRE, 1979).

Ce même indice interviendra lorsque sera envisagé le comportement de chaque espèce vis-à-vis du gradient de pH qui constitue l'une des caractéristiques de l'habitat larvaire des Limonides. La situation de chaque espèce sera alors mesurée par deux paramètres : son barycentre ($G = \sum f_i.pH_i$ où, pour chaque station, PH_i est la valeur du pH et f_i la fréquence de l'espèce considérée), et son amplitude d'habitat (évaluée par l'exponentielle de la diversité de SHANNON de sa répartition sur l'ensemble des stations), (BLONDEL, 1979).

ORGANISATION SPATIALE DU PEUPLEMENT

PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

Le long du transect décrit ci-dessus, les 15 pièges à émergences ont permis de capturer 1846 Limonides appartenant à 14 genres et 30 espèces (TAB. I).

L'analyse globale des résultats de chaque station montre d'abord que le nombre des espèces présentes diminue le long du transect, passant de 17 dans les groupements minérotrophes (stations 1 et 2) à 4 dans le groupement le plus oligotrophe (station 5). De la même façon le nombre d'individus capturés passe de 981 dans la station 1 à, respectivement, 446, 212, 176 et 31 dans les stations 2, 3, 4 et 5 (TAB. I).

Par contre, l'équitabilité qui mesure l'équilibre entre les abondances des espèces d'une même station, varie d'une façon différente : elle est plus élevée dans les groupements aux caractéristiques intermédiaires (stations 2 et 3) que dans les groupements plus extrêmes, s'effondrant même dans la station 5 où deux espèces dominent très fortement deux autres espèces très rares.

A un niveau structurel plus fin, l'analyse de la répartition spécifique selon les présences-absences permet de distinguer 7 groupes d'espèces affines pour la composante spatiale de leur niche larvaire (groupes « G » du tableau I et de la figure 1).

Le groupe G1 réunit 5 espèces qui ne vivent que dans la station 1 tandis que 3 autres espèces dont les larves peuvent se développer jusque dans la station 2 mais avec, toutefois, des effectifs plus faibles, constituent le groupe G1-2. *M. franzi* est l'espèce la plus représentative de ce groupe. De même, 7 espèces n'ont été trouvées que dans la station 2 (groupe G2). La plus caractéristique et la plus constante des espèces de ce groupe nous semble être *E. gemina*.

TABLEAU I. Biomassé des Limonides exprimée en nombre d'insectes capturés au niveau des 5 stations. Production au m²/an dans chaque groupement, richesse specifique et équitabulité.

Limonid biomass evaluated by the number of Insects caught in each of the 5 stations. Production measured by the number of individuals per m² per year for each plant community. Specific richness and equitability

ESPECES CAPTUREES (n=30)	LIEUX D'ECHANTILLONNAGE 1		2		3		4		5		GROUPES D'ESPECES SYNTOPIQUES
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	
Scleroprocta sorocula	7	0,7									G 1
Limonia macrostigma	4	0,4									
Neolimnomyia nemoralis	2	0,2									
Phylidorea glabricula	1	0,1									
Phylidorea meigeni	6	0,6									
Cylindro distinctissima	4	0,4	1	0,2							G 1-2
Crunobia straminea	3	0,3	2	0,4							
Molophilus franzi	112	11,4	19	4,2							
Eriopter a gemina			95	21,3							G 2
Erioptera divisa			2	0,4							
Erioptera fuscipennis			43	9,6							
Erioptera pederi			2	0,4							
Erioconopa trivialis			8	1,8							
Helius longirostris			9	2,0							
Molophilus griseus			4	0,9							
Erioptera lutea	417	42,5	148	33,2	3	1,4					G 1-3
Pedicia rivosa	3	0,3	1	0,2	2	0,9					
Erioconopa diuturna					5	2,3	4	2,2			G 3-4
Molophilus ater					6	2,8	9	5,1			
Phylidorea aequalens					6	2,8	6	3,4			
Phylidorea heterogyna					1	0,5	1	0,6			
Molophilus occultus					1	0,5	81	46,0	12	38,7	G 4-5
Ormosia pseudosimilis									17	54,8	
Molophilus propinquus	1	0,1	3	0,7			4	2,2			G 1-4
Molophilus flavus	268	27,3	87	19,5	70	33,0	1	0,6			
Phylidorea fulvonervosa	1	0,1			4	1,9	14	7,9			
Tricyphona immaculata	21	2,1	4	0,9	27	12,7	46	26,1			
Neolimnomyia batava	23	2,3	3	0,7	13	6,1	9	5,1			
Molophilus medius	73	7,4			30	14,1	1	0,6	1	3,2	
Paradelphomyia nielseni	35	3,5	15	3,3	44	20,7	1	0,6	1	3,2	
Nombre espèces/station	17		17		13		12		4		
Nombre pièges utilisés	3		3		3		3		3		
Produc totale Limonides	981		446		212		176		31		
Produc Limonides m²/an	654		297		141		117		21		
Equitabilité	0,48		0,56		0,57		0,48		0,27		

A l'inverse, deux espèces seulement, *P. rivosa* et *E. lutea*, ont un habitat larvaire qui s'étend de la station 1 à la station 3 (groupe G1-3) ; on notera cependant que les effectifs de *E. lutea* sont beaucoup plus élevés dans les deux premiers milieux, minérotrophes, que dans la station 3 ; ses larves ne semblent donc se développer qu'exceptionnellement dans ce groupement de transition.

Il convient de souligner qu'il n'existe aucune espèce liée exclusivement à la station 3. Tous les Limonides de ce biotope se rencontrent aussi, avec des abondances égales ou supérieures, dans les biotopes adjacents. Cette partie de la succession végétale ne semble donc pas posséder d'espèces sténotopes strictes ni même préférentielles.

A l'opposé, 6 espèces des groupements végétaux propres aux tourbières acides n'ont été observées dans aucune des zones périphériques : quatre d'entre elles (groupe G3-4) ne se développent que dans les biotopes les plus turfigènes (stations 3 et 4), et n'atteignent pas le haut-marais terminal

alors que les deux autres (groupe G4-5) y parviennent avec des effectifs notables. Une espèce, *M. occultus*, domine fortement le peuplement de la station 4 tandis que *O. pseudosimulis* est caractéristique de la station 5.

Enfin, les larves de Limonides constituant le dernier groupe (groupe G1-4) se développent dans la plus grande partie du transect et doivent donc être considérées comme des espèces ubiquistes, en particulier largement acidotolérantes. Cependant, si ces espèces sont capables de vivre dans les sols dont le pH peut aller de 4 à 7, elles n'en manifestent pas moins une préférence plus ou moins marquée pour l'un ou l'autre des pôles de ce gradient. Ainsi, par exemple, *T. immaculata* s'observe en grande abondance dans les biotopes acides alors que *M. flavus* ne fréquente qu'exceptionnellement ces groupements de haut-marais. Seules deux espèces, *M. medius* et *P. nielseni*, parviennent à se développer jusque dans le haut marais terminal, tout en présentant un attachement très net pour la première partie du transect.

Les 30 espèces de Limonides de ce peuplement peuvent donc être classées en 7 groupes d'après leur présence-absence dans les différents milieux de la tourbière. Toutefois, la présence d'une espèce dans un biotope n'aura pas la même signification selon que ses effectifs y sont élevés ou faibles. De plus, il est intéressant d'étudier la localisation de chaque espèce sur un gradient écologique précis et quantifiable plutôt que dans un simple codage stationnel. Or le pH du sol est un facteur écologique important pour les larves édaphiques tout en étant une caractéristique majeure de l'hétérogénéité d'un site tourbeux à Sphaignes. Pour ces raisons, et dans le but d'affiner les regroupements mis en évidence précédemment, nous avons analysé le comportement de chaque espèce vis-à-vis du pH considéré comme une dimension de l'espace écologique de cette communauté. Ceci fut réalisé à l'aide de deux paramètres : le barycentre de l'espèce sur l'échelle des pH et l'amplitude d'habitat pour ce même facteur. Les résultats sont présentés sur le graphique de la figure 2.

Les espèces à faible amplitude d'habitat (< 2), c'est-à-dire sténoèces pour le pH, se situent dans le bas du diagramme. Les plus strictes d'entre elles correspondent aux précédents groupes G1, G2, G4-5, G1-2. Leurs barycentres correspondent à des valeurs du pH qui sont soit inférieures à 4,5 soit supérieures à 6,5. Entre ces deux limites, aucune espèce « spécialiste » n'existe, et les Limonides sténoèces de Chambedaze sont donc neutrophiles ou franchement acidophiles.

Pour une amplitude d'habitat voisine de 2 apparaissent essentiellement les espèces du groupe G3-4 que l'on peut qualifier d'hémi-sténoèces acidophiles. Enfin, dans la

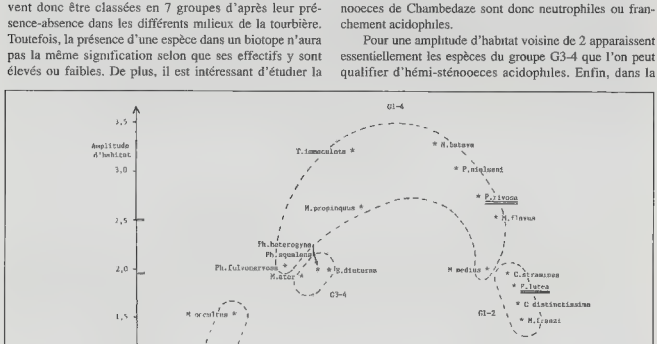


FIG. 2 — Structure du peuplement en fonction du pH du sol . Chaque espèce est repérée par le pH de son barycentre (en abscisse), et par son amplitude d'habitat (en ordonnée). Les espèces soulignées composent le groupe G1-3.

Community structure and soil pH. Each species is situated according to the pH of their center of gravity and their width of habitat Underlined species belong to group G1-3

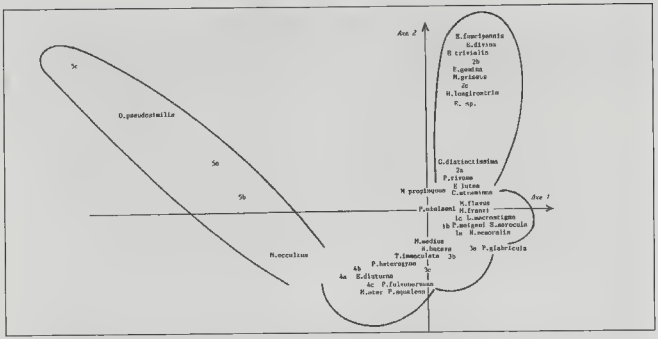


FIG. 3. Protection selon les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. Les données concernent 15 pièges et 30 espèces. Les trois pièges de chaque station sont représentés par le numéro de la station suivi d'une lettre a, b ou c.

Ordination of species and traps by reciprocal averaging (axes 1 and 2). The 3 traps of each station are named by their station number followed by a letter a, b, or c. Data from 15 traps and 30 species

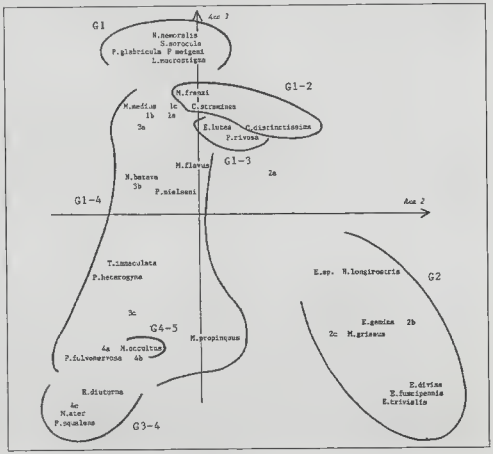


FIG. 4 — Projection selon les axes 2 et 3 de l'analyse factorielle des correspondances (les pièges de la station 5 et l'espèce *O. pseudosimilis*, qui sont très éloignés de ce plan, n'y ont pas été projetés pour plus de clarté).

Ordination of species and traps by reciprocal averaging (axes 2 and 3). The traps of station 5 and the O. pseudosimilis *point, because they are far out of this plane, have been omitted*

partie haute du graphique, pour une amplitude allant de 2,5 à 3,5 et caractérisant des espèces euryoeces, se placent la plupart des Limonides du groupe G1-4. Cependant, deux éléments de ce groupe (*Ph. fulvonervosa et M. medius*) apparaissent plus bas, avec une amplitude nettement plus faible. Ils montrent là leur caractère hémi-sténooece que traduit le déséquilibre de leurs répartitions d'abondance.

Par ailleurs, les barycentres des espèces euryoeces ne sont pas en position médiane sur l'échelle des pH mais décalés soit vers les valeurs fortes soit vers les valeurs faibles, ce qui exprime la tendance plutôt neutrophile ou plutôt acidophile de ces ubiquistes.

Enfin il faut remarquer que les deux espèces qui composent le groupe G1-3 (*P. rivosa* et *E. lutea*) ont des barycentres équivalents mais diffèrent fortement par leur amplitude d'habitat, d'où leur éloignement sur la figure 2. Ainsi *P. rivosa* rejoint le groupe G1-4 tandis qu'*E. lutea* semble plutôt être une espèce spécialiste, proche du groupe G1-2.

La disposition d'ensemble des points de ce graphique épouse la forme d'une « arche », soulignant le manque d'espèces caractéristiques au niveau de la station 3 ; cette lacune est particulièrement nette chez les espèces sténooeces mais elle est aussi sensible pour les tendances des espèces euryoeces.

Une troisième approche de ce peuplement a été effectuée par une analyse factorielle des correspondances. Elle a permis de vérifier l'homogénéité stationnelle de l'échantillonnage et de préciser, à partir des répartitions d'abondance, les interdépendances entre les stations, les groupes et les espèces de Limonides.

L'analyse porte sur l'ensemble des résultats (15 pièges et 30 espèces). Les données ont été regroupées au préalable en 7 classes d'effectifs, chaque classe étant représentée dans le calcul par la quantité : ln (x+1), où x est le centre de la classe (classes : 0, 1, 2 à 3, 4 à 9, 10 à 30, 31 à 100, 101 à 220). Ceci nous a permis de normaliser les distributions et d'améliorer l'ordination tout en manipulant des données plus simples. Nous soulignerons ainsi au passage l'intérêt de l'usage des classes d'abondance dans ce type d'analyse.

L'étude des plans de projection 1-2 (Fig. 3) et 2-3 (Fig. 4) permet de bien interpréter l'ordination obtenue (les trois premiers axes principaux rendent en effet compte de 62 % de l'inertie totale du nuage de points).

La disposition des points-pièges montre une homogénéité stationnelle satisfaisante. Les points correspondant à l'année 1981 (1c, 2c, 3c, 4c, 5a) restent globalement à proximité des points de l'année 1984, ce qui indique la stabilité du peuplement durant la période d'étude et justifie la réunion des effectifs des deux années lors des deux premières approches. Par ailleurs, les trois points-pièges de chaque station sont dans l'ensemble assez regroupés et les quelques cas de dispersion (2a, 5c, pièges 3) seront discutés plus loin.

L'organisation générale des groupes représentant les diverses stations apparaît nettement dans le plan 1-2 (Fig. 3). Ces cinq groupes se succèdent en une série incurvée dont l'étalement suit principalement l'axe 1. Or l'ordre des stations dans cette série, depuis le haut-marais terminal jusqu'aux zones périphériques, reproduit exactement la succession végétale naturelle du site alors que le calcul de leur position n'est basé que sur les abondances des diverses espèces de Limonides, à l'exclusion de toute autre donnée. Il y a donc adéquation et parallélisme, sur le terrain, entre la succession phytosociologique et les communautés de Limonides qui s'y développent. Une telle concordance avec la série progressive des milieux tourbeux a déjà été mise en évidence pour les peuplements d'Araignées (Villepoux, 1990).

Toutefois, les deux milieux périphériques (stations 1 et 2) qui constituent l'une des extrémités de la succession, présentent une différentiation faunistique qui s'exprime dans l'analyse selon l'axe 2. Cette originalité de la station 2 apparaît encore plus nettement sur le plan 2-3 (Fig. 4) où, à l'intérieur du gradient général déjà mentionné, les particularités les plus fines de chaque milieu se révèlent.

C'est aussi dans ce plan de projection que les inter-relations entre les espèces et les groupes spécifiques sont les plus évidentes (sauf pour *O. pseudosimilis*, et les pièges du milieu 5, qui sont très éloignés de ce plan et n'y ont pas été représentés mais dont l'originalité et les affinités sont clairement exprimées sur l'axe 1). Cette ordination des espèces montre l'existence de trois pôles faunistiques principaux correspondant aux groupes Gl, G2 et G3-4, l'espèce *O. pseudosimilis* du groupe G4-5 constituant, comme nous l'avons déjà mentionné, une quatrième tendance isolée (particulièrement marquée dans le piège 5c). Ces groupes sont ceux qui ont été qualifiés de sténooeces pour le pH (*cf. supra*).

Des liaisons s'établissent entre ces pôles, par l'intermédiaire des groupes souvent plus euryoeces G1-2, G1-3 et G1-4. Les deux premiers relient Gl à G2, tout en étant beaucoup plus proches de Gl, ce qui accentue encore la spécificité des Limonides du groupe 2. Le groupe G1-4 réalise une large transition entre Gl et G3-4. Ses espèces s'échelonnent en fonction de préférences qui avaient déjà été observées avec les pH barycentriques. Cet étalement des espèces du groupe G1-4 se superpose, sur le diagramme, à l'étalement des pièges de la station 3, ce qui semble indiquer que le gradient faunistique général se répercute au niveau intrabiotope dans ce dernier milieu.

SYNTHÈSE ET DISCUSSION

Le peuplement de Limonides apparaît donc spatialement ordonné en un continuum qui suit l'évolution du gradient écologique principal du site. Cette organisation est attestée tant par l'analyse en présence-absence (Fig. 1) que par la répartition des espèces en fonction du pH du

sol (FIG. 2) ou encore par l'analyse factorielle des correspondances (FIG. 3 et 4). Des communautés faunistiques, différant par leurs espèces ou les fréquences de celles-ci, s'échelonnent tout au long de la succession phytosociologique, le passage de l'une à l'autre se faisant par le jeu des variations de contribution de plusieurs groupes spécifiques.

Cette structuration, représentée par l'axe 1 de l'analyse factorielle, semble se faire en fonction des valeurs du pH qui s'abaissent progressivement à mesure que l'on s'éloigne de l'influence des apports d'eau du bassin versant. C'est d'ailleurs pour cette raison que les notions de sténo/eurytopie et celles de sténo/euryoecie pour le pH sont pratiquement équivalentes dans le cas précis de ce peuplement. Elle semble aussi se faire selon l'évolution de la végétation, et donc dans le sens d'une diminution régulière des phytomasses entretenues. Il apparaît cependant que, si la mesure du pH ou l'observation de la végétation constituent des repères commodes permettant de prévoir l'évolution de la structure du peuplement de Limonides, ces éléments ne sauraient être les causes principales de cette structuration. De nombreux facteurs comme la texture de la tourbe, sa teneur en matière organique, la baisse rapide de la teneur en cations (Ca, Na, K, Mg) le long du transect affectent directement la croissance de la végétation et peuvent avoir une influence directe ou indirecte sur les ressources trophiques des Limonides. Les variations saisonnières du niveau de la nappe phréatique peut aussi être un facteur écologique déterminant. Nos connaissances sur la biologie des larves de ces Insectes sont bien trop limitées pour pouvoir trancher et seule l'expérimentation, difficile dans ce domaine, permettrait de résoudre ce problème.

Dans le cadre de ce continuum, l'observation plus précise de l'organisation des communautés met en évidence les particularités faunistiques de certains milieux. Ainsi l'originalité de la station 2 est indiquée par tous les types d'analyses. Avec sept espèces exclusives, la faune de cette station diffère nettement de celle de la station 1 alors que leurs paramètres écologiques semblent très proches. Les effectifs des Limonides ubiquistes y sont presque toujours faibles et l'analyse factorielle des correspondances souligne, par son axe 2, l'opposition entre ce milieu et le reste de la tourbière. La principale caractéristique distinctive de cette station est d'être en permanence submergée ou tout au moins gorgée d'eau, phénomène qui est beaucoup moins constant dans le milieu 1. Les espèces qui se développent dans un tel biotope, si elles sont légèrement acidotolérantes, s'inscrivant ainsi dans le gradient de pH, sont surtout adaptées à la vie aquatique ou hélophile. Cette plus ou moins grande abondance de l'eau dans le sol constitue à notre avis un des facteurs écologiques structurant le peuplement. Par ailleurs, c'est dans le milieu 2 que la richesse spécifique et l'équitabilité atteignent ensemble leurs valeurs maximales. Cela peut traduire la stabilité saisonnière de ce biotope (en particulier hydrique) et sa productivité biologique élevée.

La station 3 mérite également une attention particulière. Sa position intermédiaire entre les zones eutrophes et celles franchement oligotrophes ainsi que son manque d'homogénéité faunistique tout comme l'absence d'espèces sténotopes lui confèrent un statut original au sein de la tourbière. Les Limonides qui colonisent ce biotope ne sont jamais des espèces exclusives ni même préférentes. Ils peuvent être en commun soit avec les milieux 1 et 2 soit avec le milieu 4 mais manifestent alors une préférence pour ces habitats neutres ou acides. Ils peuvent aussi être présents tout au long du transect (G1-4) mais alors ces espèces ubiquistes manifestent de la même façon une tendance neutrophile (*M. flavus, M. medius*) ou acidophile (*T. immaculata, Ph. fulvonervosa*) marquée. Une seule espèce abondante a son effectif maximum dans ce milieu et il convient de souligner qu'il s'agit de l'une des espèces les plus eurytopes du site (*P. nielseni*). C'est aussi un biotope où l'équitabilité prend sa valeur la plus forte, où la fraction du peuplement constitué par les 50 % des espèces les plus abondantes est la plus faible, où les espèces sténooeces pour le pH manquent totalement (FIG. 2). Par ailleurs, les points-pièges de la station 3 dans l'analyse factorielle (FIG. 4) montrent une dispersion qui suggère un gradient faunistique intrabiotope.

Tout ceci indique un milieu de transition sans éléments faunistiques bien particuliers. Il s'y opère un glissement assurant le passage, par une continuité appauvrie, de la faune des zones eutrophes à celle des zones oligotrophes, sur un fond d'espèces ubiquistes. Ce manque de « personnalité » tranche avec la composition de la végétation qui est homogène et bien typée dans cette station. A notre avis, les caractères faunistiques du milieu 3 s'opposent à la notion stricte d'écotone, frontière marquée entre deux milieux, qui s'enrichit de la juxtaposition, sur une faible distance, de deux faunes différentes. Ici, il s'agit plutôt d'une large transition, aux facteurs abiotiques intermédiaires et aux caractéristiques mitigées, où quelques espèces s'aventurent mais où très peu s'épanouissent vraiment.

Cette étude met aussi en évidence l'existence, dans le peuplement, d'espèces neutrophiles strictes dont les larves ne se développent que dans les groupements végétaux eutrophes et qui doivent donc être considérées comme étrangères à la tourbière à Sphaignes même si des captures d'imagos peuvent être faites au filet à main dans des groupements végétaux mésotrophes ou oligotrophes (BRUNHES, 1990). Au premier rang de ces espèces « périphériques » nous citerons celles des groupes G1, G2 et G1-2 mais aussi *E. lutea* et même *M. medius* que l'analyse en présence-absence fait apparaître comme des ubiquistes mais dont les barycentres (FIG. 2) se trouvent associés à des pH supérieurs à 6,5.

De la même façon, cette analyse met en relief l'acidophilie de sept espèces dont les pH barycentriques ont des valeurs comprises entre 4 et 5,3. Le caractère tyrphobionte (= qui se développe dans la tourbe acide et les groupements végétaux turfigènes associés) de quatre de ces espèces (*O. pseudosimilis, E. diuturna, Ph. squalens* et *M. ater*) a déjà été signalé par de nombreux auteurs parmi lesquels : CRAMER, 1968 ; COULSON, 1959 ; HADLEY, 1969 et 1970 ; LELOUP et JACQUEMART, 1963. *Ph. heterogyna* et *M. occultus* peuvent être ajoutés sans réserves à cette liste d'espèces tyrphobiontes. Il semble aussi logique d'y inclure *Ph. fulvonervosa* mais en signalant que si elle affectionne tout particulièrement les groupements mésotrophes, cette espèce peut aussi se développer dans des sols peu acides (FIG. 1).

L'influence structurante de l'abondance ou de la rareté de l'eau libre dans le biotope apparaît même dans les groupements oligotrophes. Nous avons ainsi observé que *M. ater* est abondant dans la tourbe bien drainée alors que *Ph. heterogyna, Ph. squalens* et *O. pseudosimilis* sont toujours associés à la tourbe gorgée d'eau des rigoles d'érosion ou à des groupements végétaux de cicatrisation (BRUNHES, 1990).

Nous noterons enfin (FIG. 1 et 2) que des espèces ubiquistes, acidotolérantes et hydrotolérantes, viennent compléter et complexifier les structures de peuplement observées au niveau de chaque station. Les espèces du groupe G1-4 illustrent parfaitement cette situation même si certaines d'entre elles font preuve d'une euryoecie plus ou moins prononcée.

STRUCTURES TEMPORELLES DU PEUPLEMENT

PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

L'emploi de pièges relevés toutes les semaines nous a permis d'analyser également la chronologie des émergences tout au long de la période d'étude (de début mai à début novembre). Nous avons vérifié par ailleurs que très peu d'espèces, et très peu d'individus, éclosent en dehors de cet intervalle.

Pour travailler sur des effectifs suffisants, nous avons regroupé les émergences de chaque espèce par périodes de 15 jours. Les résultats de treize espèces, choisies parmi celles dont les effectifs sont les plus importants, ont été reportés sur les figures 7 et 8.

Sur la figure 7 nous avons placé sept espèces sténotopes de groupements neutrophiles (*H. longirostris, E. gemina, E. trivialis*) ou au contraire acidophiles (*M. ater, O. pseudosimilis, P. heterogyna* et *E. diuturna*). Ce graphique montre que ces espèces peuvent être printanières comme *H. longirostris* et *M. ater*, ou automnales comme *E trivialis* et *E. diuturna*, mais que leurs imagos occupent toujours la strate aérienne pendant une plage temporelle très brève, ne dépassant jamais deux mois. Cette période de vol peut être beaucoup plus courte et ne pas excéder un mois pour quatre de ces Limonides.

Ce caractère sténochrone est tout aussi marqué pour les autres espèces sténotopes du peuplement. Il en est par exemple ainsi pour *M. franzi* qui apparaît dans la 2ème quinzaine de juillet, culmine pendant la première quinzaine d'août et disparaît avant le début de septembre ou encore

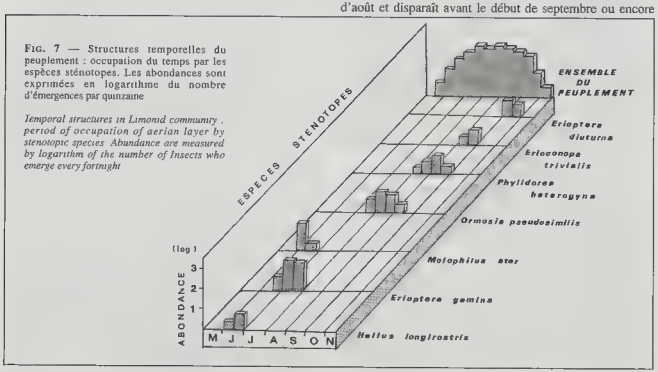


FIG. 7 — Structures temporelles du peuplement : occupation du temps par les espèces sténotopes. Les abondances sont exprimées en logarithme du nombre d'émergences par quinzaine

Temporal structures in Limonid community : period of occupation of aerian layer by stenotopic species Abundance are measured by logarithm of the number of Insects who emerge every fortnight

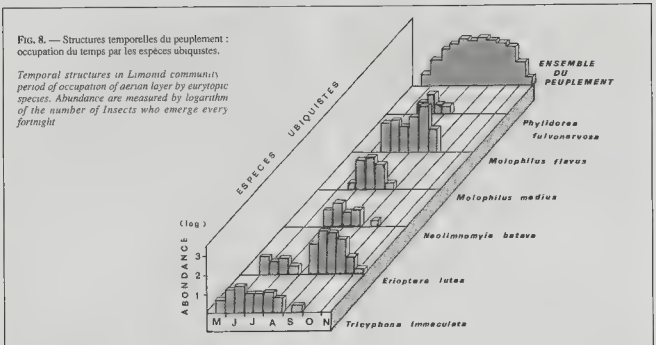


FIG. 8. — Structures temporelles du peuplement : occupation du temps par les espèces ubiquistes.

Temporal structures in Limonid community : period of occupation of aerian layer by eurytopic species. Abundance are measured by logarithm of the number of Insects who emerge every fortnight

pour *M. occultus* qui apparaît brusquement en même temps que *M. franzi* (mais dans un autre groupement végétal) et disparaît en même temps que lui, à la fin du mois d'août.

L'ensemble des données concernant les espèces sténotopes met donc en évidence un phénomène très net. A une étroite spécialisation des biotopes de développement larvaire correspond une très brève période d'occupation de la strate aérienne par les adultes. La sténotopie des larves se trouve ainsi fortement corrélée à la sténochronie des imagos.

A l'inverse, l'analyse révèle que les espèces ubiquistes sont en général présentes dans la végétation pendant une période fort longue, dépassant presque toujours deux mois (*cf.* FIG. 8). Cette observation est vérifiée chez toutes les espèces ubiquistes récoltées à Chambedaze, et de façon particulièrement nette pour *T. immaculata*, *E. lutea* et *M. flavus* qui occupent la plus grande partie du transect pendant plus de 3 mois, ainsi que pour *P. nielseni* qui colonise toutes les stations et vole de juillet à octobre (ce dernier n'est pas représenté sur le graphique).

Enfin, les figures 7 et 8 indiquent la phénologie du peuplement total pour l'ensemble du site. Cette occupation de l'espace par les Limonides se traduit par un histogramme pratiquement symétrique et d'évolution régulière, avec un maximum entre le 15 juillet et la fin du mois d'août.

SYNTHÈSE ET DISCUSSION

La structure temporelle globale du peuplement des Limonides se fonde donc sur deux sous-ensembles : d'une part, celui des espèces sténotopes/sténochrones, qui occupent la strate aérienne parfois abondamment (*E. gemina*) mais toujours sur un bref laps de temps ; d'autre part, celui des espèces eurytopes/eurychrones, qui peuvent être dominantes (*M. flavus*) ou rares (*M. propinquus*, *P. rivosa*) mais qui utilisent la strate aérienne pendant la majeure partie du temps où le vol est possible.

Une liaison originale entre structure temporelle et structure spatiale d'un peuplement est ainsi mise en évidence. Il est cependant possible de penser que le caractère sténochrone d'une population peut être amplifié, voire créé, par la présence d'effectifs plus faibles chez les sténotopes que chez les ubiquistes, ce qui diminuerait les chances de capture aux deux extrémités de la période d'apparition.

Cette hypothèse n'est pas totalement à repousser mais il faut cependant souligner que l'eurychronie d'une espèce peut parfaitement apparaître malgré des effectifs faibles. Cela est clairement vérifié avec *P. rivosa* ou *M. propinquus*. En effet, avec six individus capturés, la première de ces espèces révèle sa présence dans la strate aérienne de mai à septembre alors que la seconde s'affirme de juin à octobre avec seulement huit occurrences. Inversement, avec 95 individus capturés, *E. gemina* ne masque absolument pas sa sténochronie. De faibles ou de forts effectifs peuvent probablement altérer la perception de l'eurychronie ou la sténochronie d'une espèce mais ils ne peuvent expliquer le caractère général de la liaison mise en évidence entre structure spatiale et structure temporelle.

Les informations concernant les périodes de vol des Limonides sont faciles à obtenir, aussi sont-elles nombreuses dans la littérature. Elles présentent néanmoins l'inconvénient de provenir souvent de régions climatologiquement très différentes ce qui ne facilite pas la comparaison des résultats. Le caractère eurychrone de plusieurs espèces dont nous avons indiqué la large répartition le long du transect, telles *M. medius*, *N. nemoralis*,

M. propinquus, T. immaculata, E. lutea, Ph. fulvonervosa et *P. rivosa*, est parfaitement démontré par les travaux de MENDL (1973), CRAMER (1967) et COULSON (1959). De la même façon, la sténochronie de *M. ater, Ph squalens, E. diuturna, O pseudosimilis* est largement admise (HADLEY, 1969 ; CRAMER, 1963 ; COULSON, 1959). Par contre, la sténochronie de *M. griseus* et d'*E. trivialis* n'est pas admise par tous (MENDL 1973, COULSON 1959). Ces deux espèces se sont montrées sténotopes et sténochrones le long de notre transect mais les effectifs capturés (quatre *M. griseus*) nous incitent à la prudence en ce qui les concerne même si les résultats rapportés dans la littérature regroupent des observations effectuées dans des sites variés

On notera par ailleurs qu'au cours de cette étude seule *E. lutea* a montré une répartition temporelle avec deux pics d'émergences. Il serait classique, dans cette situation, d'envisager une ponte des femelles printanières dont les larves se développeraient en été et donneraient naissance à une deuxième génération automnale. Du fait de l'étanchéité de nos pièges, il n'est pas envisageable que des femelles soient venues de l'extérieur pour y pondre. Il est d'autre part peu probable, compte tenu de la rapidité avec laquelle les Limonides se noient dans les réceptacles du piège après leur éclosion, que des femelles prisonnières aient réussi à s'accoupler et à pondre avant d'être capturées. Par ailleurs, les conditions climatiques rigoureuses, et en particulier les températures moyennes mensuelles basses, ne permettent probablement pas d'effectuer un cycle complet de développement pendant les trois mois d'été.

On peut alors supposer, ainsi que l'a montré RIEB (1988) chez les Cératopogonides, qu'il existe, dans une même ponte, au moins deux sortes de larves qui éclosent à des périodes différentes. Ce phénomène serait à vérifier en ce qui concerne les Limonides mais son existence est d'autant plus probable qu'elle a aussi été mise en évidence chez les Chironomides (DUCROTOY, 1980).

Les figures 7 et 8 montrent enfin que l'ensemble du peuplement de Limonides se répartit entre mai et octobre selon une courbe d'évolution régulière que l'on peut superposer parfaitement à la courbe des températures moyennes mensuelles, indicatrice des conditions climatiques favorables au vol et à la reproduction des imagos. Tout se passe donc comme si les périodes d'occupation de la strate aérienne par chaque espèce, et bien qu'elles résultent de stratégies très variables, s'emboîtaient harmonieusement au niveau du peuplement pour réaliser une utilisation optimale de la strate aérienne pendant toute la période favorable au vol.

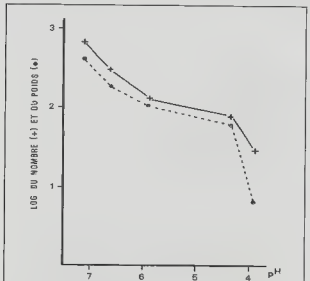


FIG. 5. — Évolution, en fonction du pH, de la biomasse des Limonides.
(+) logarithme du nombre de Limonides capturés
(0) logarithme du poids sec/m²/an

Variations in Limonid biomass according to variations of pH
Biomass expressed as logarithm of the number of species caught per m² per year in each station (+), or as logarithm of the dry weight per m² per year (0)

STRUCTURE ÉNERGÉTIQUE DU PEUPLEMENT

PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

L'échantillonnage utilisant des pièges à émergences est particulièrement bien adapté aux études quantitatives de la production secondaire. Il a été ainsi possible de préciser que la production moyenne du peuplement de Limonides avait une valeur de 246 individus/m²/an, soit un poids sec moyen de 173 mg/m²/an. Cependant, cette production secondaire est très inégalement distribuée le long du transect et l'étude de sa répartition d'un biotope à l'autre fait apparaître des différences selon que l'on envisage le nombre d'individus ou le poids sec de matière organique produite.

Structure numérique : production exprimée en nombre d'individus

La valeur annuelle du nombre de Limonides adultes issus d'un m² de sol varie considérablement selon le milieu étudié. Cette production est en effet de 654 individus/m²/an dans la mégaphorbiée périphérique où débute le transect et seulement de 21 individus/m²/an dans le hautmarais terminal. Entre ces deux extrêmes, elle diminue fortement jusqu'à la station 3, reste pratiquement stable entre les stations 3 et 4, pour chuter brutalement à la fin du transect (*cf.* TAB. I).

La figure 5, sur laquelle le logarithme du nombre de Limondes produits est porté en ordonnée et le pH du biotope en abscisse, permet d'analyser plus aisément la variation de la production numérique de ce peuplement. Au vu de cette figure, il faut remarquer en premier lieu qu'un lien étroit

relie, au niveau de chaque station, production primaire et production de Limonides. On notera en effet que les peuplements limonidiens les plus productifs (stations 1 et 2) se trouvent associés aux groupements végétaux à forte production primaire (1500 à 2000 g/m²/an dans ces groupements eutrophes ; BRADBURY & GRACE, 1983). De la même façon un lien de proportionnalité directe associe les peuplements limonidiens les moins productifs (stations 4 et 5) aux groupements végétaux qui présentent la production primaire la plus faible (50 à 500 g/m²/an, BRADBURY & GRACE, 1983).

Ce lien entre productions primaire et secondaire mérite d'être souligné même s'il s'établit de façon complexe entre la végétation et les larves de Limonides qui peuvent être, selon les espèces, phytophages, détritiphages ou même prédatrices ! Le niveau d'activité biologique du sol doit jouer un grand rôle par le biais des Bactéries, des Protozoaires, des mycéliums présents, mais aussi par l'intermédiaire de la quantité de matière organique hydrolysée disponible.

Structure pondérale : production exprimée en poids sec de matière organique

La production du peuplement de Limonides peut aussi être analysée en l'exprimant non plus en nombre d'individus mais en poids sec produit par m² et par an. Pour effectuer cette étude, le poids moyen de chaque espèce a été établi à partir d'un lot composé de 5 mâles et de 5 femelles. Nous avons ainsi obtenu le poids moyen de chaque sexe, puis celui de l'espèce par la formule $(P_{\delta} + P_{\varphi})/2$, le sexe-ratio étant généralement proche de 0,5 pour ces Insectes (*cf.* TAB. II).

Ces poids moyens ont permis d'une part de calculer la contribution pondérale de chaque espèce au peuplement, et d'autre part d'estimer, dans chaque biotope, la production de matière sèche par m² et par an due aux Limonides (*cf.* TAB. II).

Les résultats de ces calculs de biomasse ont été portés sur la figure 5. Pour l'essentiel, on observe une évolution parallèle du logarithme des poids et des effectifs en fonction du pH. On notera cependant un très net décrochement de la production exprimée en poids sec au niveau de la station 5 (pH = 4). Cet affaissement de la valeur pondérale par rapport à l'effectif suggère une hétérogénéité dans les poids des espèces des différents biotopes et en particulier un poids moindre pour les espèces capturées dans la station 5.

La vérification de cette hypothèse montre qu'en effet, le poids moyen des espèces qui ne se développent que dans les stations 1 et 2 est de 1,42 mg alors que celui des espèces se développant exclusivement dans les stations 3, 4 et 5 n'est que de 0,46 mg. Le poids moyen des sept espèces ubiquistes appartenant au groupe G1-4 se situe à la valeur intermédiaire de 0,78 mg (*cf.* TAB. II). Or, il apparaît, en poussant plus avant l'analyse, que cet écart de poids entre les espèces des milieux eutrophes et oligo-

ESPECES CAPTUREES (n=30)	Poids moyen de l'espèce: ♂ + ♀	PRODUCTION AU NIVEAU DES 5 STATIONS (Poids sec en mg/m²/an)				
		1	2	3	4	5
Scleroprocta serocula	1,0	7,0				
Limonia macrostigma	9,13	12,52:				
Neolimnomyia nemoralis	1,10	2,20:				
Phyllidorea glabricula	1,62	1,62:				
Phyllidorea meigeni	3,60	21,6 :				
Cylindrotoma distinctissima	3,02	12,00:	3,02:			
Crunobia straminea	1,61	4,83:	1,22:			
Molophilus franzi	0,5	56,0 :	9,50:			
Eriopterа gemina	1,41		133,95:			
Eriopterа divisa	0,8		2,6 :			
Eriopterа fuscipennis	1,1		47,3 :			
Eriopterа pederi	0,5		1 :			
Erioconopa trivialis	0,66		5,28:			
Helius longirostris	0,89		7,47:			
Molophilus griseus	0,5		:			
Eriopterа lutea	0,42	175,8 :	59,2 :	1,2		
Pedicia rivosa	30,1	90,3 :	30,1 :	60,2 :		
Erioconopa diuturna	0,4			2,0 :	1,6 :	
Molophilus ater	0,16			0,96:	1,44:	
Phyllidorea squalens	1,22			7,32:	7,32:	
Phyllidorea heterogyna	0,48			0,48:	0,48:	
Molophilus occultus	0,16			0,36:	29,3 :	4,32
Ormosia pseudosimilis	0,25					2,55
Molophilus propinquus	0,42	0,42:	1,26:		1,67:	
Molophilus flavus	0,50	134,0 :	43,5 :	35,0 :	0,5 :	
Phyllidorea fulvonervosa	1,83	1,83:		7,32:	25,62:	
Tricyphona immaculata	1,3	27,30:	5,2 :	35,10:	59,8 :	
Neolimnomyia batava	0,78	17,94:	2,34:	10,14:	7,02:	
Molophilus medius	0,78	27,74:		11,40:	0,78:	0,78
Paradelphomyia nielseni	0,28	9,80:	4,20:	12,32:	0,28:	0,28
Poids sec total		607,90:	363,20:	183,8 :	135,42:	7,93
Nbre de pièges utilisés		3 :	3 :	3 :	3 :	3
Production Limonides Poids sec en mg/m²/an		405,2 :	242,1 :	122,5 :	90,28:	5,02

TABLEAU II. — Biomasse des Limonides exprimée en poids sec/m²/an au niveau des 5 groupements végétaux.

Limonid biomass measured by the dry weight per m² per year in the 5 plant communities

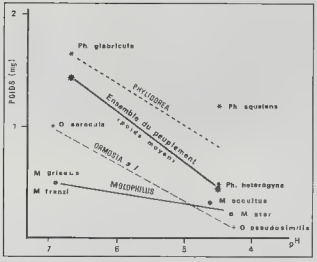


FIG. 6 — Évolution, en fonction du pH, du poids moyen des Limonides appartenant à 3 genres différents. A gauche : poids moyen des espèces des groupements eutrophes ; à droite poids moyen des espèces des groupements oligotrophes
Evolution of the mean weight, according to pH variations, for several Limonid species belonging to 3 different genus. At left : species developping in eutrophic plant communities At right : species developping in oligotrophic plant communities

trophes n'est pas dû à la présence de Genres ou de Sous-Familles distincts qui, ne se développant que dans l'un ou l'autre biotope, influenceraient par leur poids plus ou moins élevé le poids moyen de chaque communauté. Cette distinction entre Limonides « lourds », vivant dans les sols eutrophes, et Limonides « légers » des sols oligotrophes existe au sein même de chaque Genre. La figure 6 démontre en effet que, pour un même Genre, les espèces qui ne vivent que dans les sols neutres sont nettement et régulièrement plus lourdes que les espèces qui se développent dans les sols acides

Aucune hypothèse satisfaisante ne peut être avancée actuellement pour expliquer ce phénomène mais on ne peut qu'être frappé par son analogie avec ce que l'on observe plus classiquement dans le règne végétal. En effet, si plusieurs espèces botaniques, appartenant à un même Genre, vivent le long d'un tel transect, les espèces les plus grandes se trouvent sur les sols neutres et eutrophes alors que les espèces naines se développent dans les sols acides. Cette observation est clairement illustrée dans les tourbières du Massif central par les couples : *Salix pentandra*/*Salix lapponum* ou *Betula pubescens*/*Betula nana*.

SYNTHÈSE ET DISCUSSION

Les recherches concernant la structure numérique ou pondérale des peuplements d'insectes vivant dans les tourbières semblent faire totalement défaut. Par contre, les études effectuées en milieu aquatique et sur les berges des ruisseaux sont relativement nombreuses (MENDL, 1973 ; GUMBEL, 1976 ; CASPERS, 1980 ; WAGNER, 1982). Ces études ne fournissent pas toujours des points de comparaison très satisfaisants car elles ont été conduites à l'aide de pièges à émergences de vastes dimensions (jusqu'à 11 m² de surface) placés au-dessus de ruisseaux mais incluant plus ou moins largement une partie des berges. Dans de telles conditions il est bien difficile de distinguer les Limonides issus du milieu aquatique de ceux provenant des zones terrestres.

La plus ancienne de ces études a été réalisée en R.F.A. (Hessen) par ILLIES (1971). Cet auteur a capturé 3353 Limonides en une année sur une surface de 11 m² (comportant environ 1/3 d'eau libre et 2/3 de berges). La production moyenne est donc de 305 Limonides/m²/an, mais, si l'on ne tient compte que des espèces dont les larves sont le plus régulièrement liées au sol ou à la boue des rives, on obtient une production de 171 Limonides/m²/an (MENDL, 1973). Par ailleurs, en concluant l'étude sur l'ensemble de la production d'insectes des eaux courantes du Breitenbach, ILLIES (1975) souligne les variations considérables qui se produisent d'une année à l'autre : (6,3 g en 1969 et 2,7 g en 1972). En utilisant 13 pièges à émergences de 3 m², GUMBEL (1976) évalue respectivement à 606, 510 et 372 la production en Limonides/m²/an de trois milieux mixtes, à la fois aquatiques et terrestres. Exprimé en poids sec, cela correspond respectivement à 420, 240 et 231 mg/m²/an.

CASPERS (1980), reprenant la même technique que ILLIES, a montré que la production d'insectes pouvait considérablement varier d'une année à l'autre. Sur un petit ruisseau proche de Bonn (R.F.A.), il a en effet observé que la production des espèces terrestres, qui était la première année de 2962 Limonides/m²/an (1574 mg/m²/an), n'était plus que de 304 Limonides/m²/an la deuxième année (195 mg/m²/an). Les résultats obtenus par CASPERS mettent par ailleurs en évidence que si la production en Limonides aquatiques est numériquement plus faible que celle obtenue en milieu terrestre, elle est pondéralement plus importante car les espèces aquatiques sont significativement plus grosses que les autres. WAGNER (1982) a conduit une étude analogue dans cinq ruisseaux d'Autriche et il a montré que la production en Limonides était de 654, 322, 180, 171 et 115 individus/m²/an (ce qui correspond respectivement à 1026, 231, 102, 155 et 80 mg/m²/an). Cette étude de WAGNER souligne une nouvelle fois les très fortes variations de la production secondaire qui peuvent aller de 1 à 5 en ce qui concerne le nombre d'individus, et même atteindre 1 à 12 en ce qui concerne le poids sec.

Les résultats que nous avons obtenus dans les groupements eutrophes ou mésotrophes (stations 1 à 3) sont tout à fait comparables à ceux observés sur les berges des ruisseaux allemands ou autrichiens. Par contre les groupements oligotrophes des tourbières acides (stations 4 et 5) se révèlent nettement moins productifs que tous les exemples rapportés dans la littérature.

CONCLUSION

L'analyse de la structure spatiale du peuplement a révélé la présence de 30 espèces de Limonides qui se répartissent de façon ordonnée le long du transect étudié. Il a été par ailleurs possible de mettre en évidence l'existence d'espèces tyrphobiontes étroitement associées aux groupements végétaux les plus acides et d'espèces étrangères à la tourbière au sens strict, dont les larves se développent dans les sols à forte capacité d'échange. Quelques espèces ubiquistes se développent par contre sur presque toute la longueur du transect ; il est probable que l'étude du régime alimentaire des larves permettrait de mieux comprendre les causes de ces répartitions.

Les groupements végétaux mésotrophes (station 3) ne constituent pas un écotone classique entre groupements oligotrophes et eutrophes où cohabiteraient de nombreuses espèces. Dans ce groupement de transition le peuplement de Limonides est numériquement et énergétiquement aussi important que les autres mais il ne possède aucune espèce sténotope et les espèces ubiquistes y sont particulièrement bien représentées.

Les facteurs écologiques qui influencent le plus directement la structure de ce peuplement semblent être d'une part la capacité d'échange du sol dont le pH est un bon indicateur et qui conditionne les possibilités trophiques du sol et d'autre part la présence plus ou moins abondante et prolongée de l'eau libre en surface.

La structure temporelle du peuplement se montre très équilibrée au cours de la belle saison, cet équilibre résultant de la superposition de deux stratégies distinctes : les espèces sténotopes apparaissent avec des effectifs parfois élevés mais pendant une brève période alors que les espèces ubiquistes occupent tout l'espace durant une plage de temps généralement longue.

Ce lien particulièrement étroit entre structures spatiale et temporelle d'une communauté peut exister chez d'autres Insectes ; l'observation d'une sténochronie doit alors inciter à vérifier la présence d'une sténotopie associée, et réciproquement. La signification écologique et adaptative de ce lien structurel sera peut-être élucidée à la lumière d'exemples plus nombreux.

La relation de proportionnalité directe entre production primaire et secondaire, si elle n'avait encore jamais été observée dans l'écosystème tourbière, a été fréquemment mise en évidence en milieux aquatiques ou terrestres. Par contre, l'existence, chez un même Genre, d'espèces « légères » se développant dans les groupements végétaux oligotrophes et d'espèces « lourdes » localisées dans les sols à capacité d'échange élevée, devra être recherchée dans d'autres familles d'Insectes car elle constitue une observation particulièrement originale.

L'écosystème tourbière est, dans certaines de nos régions tempérées, l'un des très rares écosystèmes à ne pas avoir été perturbé par l'action humaine. Nous pensons que cette ancienneté et cette stabilité tout à fait remarquables expliquent pour une large part la finesse d'ajustement et la complexité des structures de peuplement que nous avons observées chez les Limonides.

Une étude en cours s'attache à rechercher si les mêmes particularités apparaissent dans les structures de peuplement des *Tipulidae* capturés le long du même transect. Ces résultats devraient faire l'objet d'un futur article.

BIBLIOGRAPHIE

BLONDEL (J.), 1979. — *Biogéographie et écologie*. Masson édit. Paris.

BRADBURY (I.K.) & GRACE (J.) 1983. - Primary production in wetlands. *In Ecosystem of the world 4A -Mires, swamp, bog, fen and moor*. GOVE (A.J.P.) edit, Elsevier Scientific Publishing compagny : 285 310.

BRUNHES (J.), 1981. — Caractéristiques et performances d'un piège à émergence destiné à l'étude des Insectes à larves édaphiques *L'Entomologiste*, 37(3) : 126-131

BRUNHES (J.), 1989 — Les Limonides (Dipt. Tipulidea) des tourbières acides du Massif Central et des groupements végétaux périphériques *Bull Soc ent Fr.*, 9 (7 8) : 227-288.

CASPERS (N.), 1980. — Die Emergenz eines Kleinen Waldbaches bei Bonn. *Decheniana* supp., 23 : 175 pp

COULSON (J.P.), 1959. — Observations on the Tipulidae (Diptera) of the Moor House Nature Reserve Westmorland. *Trans.R. ent Soc Lond.*, 111 (7) : 157-174.

CRAMER (E.), 1968. — Die Tipuliden des Naturshutzparkes Hoher Vogelsberg *Disch. Ent. Zeitschr. N. F.*, 15 (1-3) : 133-223.

DUCROTOY (J.-P.), 1980. — Adaptations spatio-temporelles de Chironomides (Insectes : Diptères) dans un habitat semi-permanent du Massif du Paimpont (I. et V.) *Bull Ecol.*, 11 (3) . 633 645.

GUMBEL (D.), 1976. — Emergenz-Vergleich zweier Mittelgebirgquellen 1973 Schlitzer Produktionsbiologische Studien (18). *Arch Hydrobiol.* Suppl., 50 (1) . 1-53.

HADLEY (M.), 1969 — The adult biology of the crane-fly *Molophilus ater* Meigen. *J Anim Ecol*, 38 765-790

HADLEY (M.) 1971. — Aspects of the larval ecology and population dynamics of *Molophilus ater* Meigen (Diptera : Tipulidae) on Pennine Moorland. *J. Anim. Ecol.*, 40 . 445-466

ILLIES (J.), 1971. — Emergenz 1969 im Breitenbach Schlitzer produktionsbiologische studien (1). *Arch. Hydrobiol.*, 69 (1) : 14-59.

ILLIES (J.), 1975. — A new attempt to estimate production in running waters (Schlitz studies on productivity, n° 12). *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 19 : 1705-1711

JULVE (Ph.), BRUNHES (J.) & MIOUZE (C.), 1989. — Études structurales et dynamiques sur des écosystèmes de tourbières acides. I - Dynamique des groupements végétaux et hydrologie d'une tourbière de l'étage montagnard du Massif central. *Bull Ecol*, 20 (1) : 15 26.

LEGENDRE (L.) & LEGENDRE (P.), 1979. — *Écologie numérique*. 2 Vol. Masson édit. Paris.

LELOUP (E.) & JACQUEMART (S.), 1963. Écologie d'une tourbière bombée (Haute-Ardenne, la Fange aux Mochettes). *Inst. royal Sc. nat Belgique*, mémoire n 149 : 1-159

MENDL (H.), 1973. — Limoniinen aus dem Breitenbach (Diptera, Tipulidae). Schlitzer Produktionsbiologische Studien, (4) *Arch Hydrobiol*, 71(2) 255-270.

NIELSEN (P.), 1967. — Limonidae. *In Limnofauna Europaea* ILLIES edit. Stuttgart : 321-324

RIEB (J.P.), 1982. — *Contribution à la connaissance de l'écologie et la biologie des Cératopogonides (Diptères, Nématocères)*. Thèse, Univ.L.Pasteur, Strasbourg : 395 pp

VILLEPOUX (O.), 1990. — Répartition des araignees épigées dans une tourbière à sphaignes. *Acta Zool Fennica*, 190 : 379-385.

WAGNER (R.), 1982. — Dipteren-Emergenz zweier Lunzer Bache 1972-1974 nebst Beschreibung einer neuen Empicide (Diptera). *Arch Hydrobiol.*, 95 : 491-506

Bull. Ecol., t. 21 (4) 1990 : 105-110

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF POST-EMBRYONIC DEVELOPMENT AND LIFE CYCLE OF MILLIPEDES : THE CASE OF TWO CHORDEUMATIDAN SPECIES LIVING IN MEDITERRANEAN ECOSYSTEMS OF GREECE*

Markella KARAMAOUNA

Styron 3-5, Athènes, 157 71 - Grèce

MOTS CLÉS : Diplopodes - Chordeumatida - *Anamastigona* - Écosystèmes méditerranéens - Développement postembryonnaire - Croissance relative - Structure par stades - Cycle biologique

KEY WORDS : Millipedes - Chordeumatida, *Anamastigona* Mediterranean ecosystems - Post-embryonic development - Relative growth - Stadial structure - Life cycle.

RÉSUMÉ
(Travail original)

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE ET AU CYCLE BIOLOGIQUE DES DIPLOPODES : LE CAS DE DEUX CHORDEUMATIDES D'ÉCOSYSTÈMES MÉDITERRANÉEN DE GRÈCE.

Un échantillonnage quantitatif et qualitatif de la litière, des pierres et du sol de deux écosystèmes méditerranéens de la Grèce méridionale - Ile de Naxos (Cyclades) et Epidavros (Péloponnèse)- a permis l'étude du développement postembryonnaire et du cycle biologique de Anamastigona matsakisi *et* A. pentelicona *(Diplopoda, Chordeumatida). Il s'agit d'espèces trouvées seulement en Grèce, dont le genre a une distribution est-méditerranéenne Très peu de données existent sur la biologie et l'écologie de ces espèces Les écosystèmes étudiés sont des écosystèmes de maquis à* Juniperus phoenicea, *dont le climat est semi-aride caractérisé par une période sèche prolongée. 267 individus de* A. matsakisi *et 200 individus de* A. Pentelicona *ont été récoltés. Les stades postembryonnaires ont été déterminés par estimation des formules segmentaires (anneaux péd/ères + anneaux apodes). La largeur céphalique et la masse corporelle fraîche des individus ont été mesurés. Une équation allométrique exprimant la masse en fonction de la largeur céphalique a été établie. Huit stades larvaires ont été observés dans chaque espèce ; la différenciation sexuelle débute au stade VII, la maturité se réalisant au stade IX. Les femelles sont plus grandes que les mâles. D'après les variations mensuelles de la structure par stades des populations, un cycle de deux ans est décrit. Pendant la période sèche la population se trouve en estivation ; ce sont seulement les immatures qui affrontent cette période On peut penser que l'influence des conditions climatiques défavorables des écosystèmes méditerranéens - sécheresse intense- se reflate par :*
- le prolongement du cycle biologique par rapport à celui des espèces des régions tempérées.
- les hautes valeurs du cofficient de croissance relative dans l'expression du poids en fonction de la largeur de la capsule céphalique.

SUMMARY
(Original scientific paper)

Quantitative and qualitative sampling made in the litter, stones and soil of two mediterranean ecosystems of Southern Greece - Naxos island (Cyclades) and Epidavros (Peloponnese)- provided the means for the investigation of the post-embryonic development and life cycle of Anamastigona matsakisi *and* A. pentelicona *(Diplopoda, Chordeumatida).*
In both species, eight larval stadia were observed , sexual differentiation occurs in stadium VII, while maturity is reached in stadium IX. Females are heavier and wider than males.
A two-year life cycle is described, according to the monthly variations of the stadial structure of the populations.
It is suggested that the effects of the unfavourable climatic conditions of mediterranean ecosystems-intense drought - are reflected in : the prolongation of the life cycle in relation to species living in temperate ecosystems ; the high values of the coefficient of relative growth, through the expression of mass as a function of head width

INTRODUCTION

The variety of life cycle patterns and the discontinuous anamorphic growth (stadia) showed by many millipede species have impelled many scientists to the study of the post-embryonic development and life history of millipedes (e.g. HALKKA,1958 ; BLOWER & GABBUT, 1964 ; BLOWER 1970 ; SAHLI, 1974 ; DAVID, 1982 1984, 1989 ; MEYER, 1979, 1985, 1990 ; PEDROLI-CHRISTEN, 1978 ; SNIDER 1984 ; READ, 1985, 1988a). Most of these studies concern iulidan millipedes, thus making the order Chordeumatida much less investigated than Iulida.

Manuscrit reçu le 5 juin 1990, version révisée acceptée pour publication le 1er octobre 1990.

The post-embryonic development of Chordeumatida is characterized by the lack of variability of the segmental formula (podous + apodous segments) within each stadium ; these formulas are described by BLOWER (1978) after the first data given by VERHOEFF (1928) and repeated by BROLEMANN (1935).

Life cycle duration ranges from one to four years and varies according to climatic conditions (PEDROLI-CHRISTEN, 1978 ; BLOWER 1979 ; GEOFFROY, 1979 ; MEYER, 1979, 1990 ; DAVID, 1984, 1989).

In temperate forests of western Europe the group is mainly characterized by winter activity and annual life cycle (BLOWER, 1985).

This study deals with the post-embryonic development and life cycle of two representatives of Chordeumatida belonging to the genus *Anamastigona* :

A. matsakisi MAURIES & KARAMAOUNA, 1984 and *A pentelicona* (VERHOEFF, 1925) (Diplopoda, Anthroleucosomatidae), both living in mediterranean maquis ecosystems. The originality of this work resides in the fact that mediterranean chordeumatidan millipedes have never been studied regarding this aspect, some data being given by the author in previous work (KARAMAOUNA, 1987).

SITES AND METHODS

The sites, where *A. matsakisi* and *A pentelicona* were found, Naxos (Cyclades, Ægean) and Epidavros (Peloponnese), are both located in southern Greece. They are covered by mediterranean maquis vegetation with *Juniperus phœnicea* Linnaeus, while *Pistacia lentiscus* Linnaeus, *Olea europea* Linnaeus, *Phillyrea media* Linnaeus and *Quercus coccifera* Linnaeus also exist.

The soil, which belongs to the « terra-rossa » type, is very shallow and stony, laying on calcareous rocks.

The climate is semi-arid mediterranean, characterized by a pronounced dry period and a rainy period lasting from October-November to March-April.

Sampling expeditions to Naxos were realized monthly from April'83 to March'84, with some additional sampling made in December'84 and January'86, while in Epidavros expeditions were realized from October'84 to September'85 also in monthly intervals .

Animals were collected from all the possible microhabitats. Quantitative sampling was realized in litter (10 to 15 unitary samples of 25 x 25 cm, extraction by Berlese-Tullgren funnels), under stones, and in uncovered areas (4 to 5 unitary samples of 1 x 1 m). The same microhabitats were also investigated qualitatively, animals being collected by hand (for more details about sites and sampling methods, see KARAMAOUNA, 1987 and KARAMAOUNA *et al.*, *in press*).

The material studied consisted of 267 individuals of *A. matsakisi* and 200 individuals of *A. pentelicona*. Larval stadia were determined by segment counting (podous + apodous segments) a method also used by MEYER (1979), DAVID (1984, 1989) and GEOFFROY (1984) for chordeumatidan millipedes. Mature males were recognized by the metamorphosis of the legs of the 7th segment into gonopodes (P_8 and P_9) and the morphology of the anterior pairs of legs (P_3 to P_7) which become very stout. Immature males lack the walking legs of the 7th segment. Mature females were recognized by the fully developed vulvae behind the second pair of legs.

Head width (between ocular fields) for each stadium was mesured at an accuracy of 0.02 mm and fresh mass (of living animals) at an accuracy of 0.1 mg.

Head width is also used as a morphometric character of millipedes by GEOFFROY (1979, 1981) for Iulida and by IATROU & STAMOU (1988) for Glomerida whereas no data on Chordeumatida was available until now.

ABOUT THE SPECIES INVESTIGATED

The two species under consideration belong to the family Anthroleucosomatidae (Diplopoda, Chordeumatida) which is spread all over the Mediterranean and the Balkan peninsula ; it comprises very small species with complex gonopods (HOFFMAN, 1979). The genus *Anamastigona*, the only representative of this family in Greece is represented in the area by five species ; its general distribution is east-mediterranean.

A. matsakisi was found for the first time by the author in the site of Naxos ; it is described in the work of MAURIES & KARAMAOUNA (1984). *A. pentelicona* was registered in Attica (mount Pentelicon) by VERHOEFF (1925) and STRASSER (1974). In Peloponnese -Epidavros- it was found for the first time by the author (KARAMOUNA, 1987), the identification being made by Dr. J-P. MAURIES (M.N.H.N.Paris). The ecology of these last species was presented in a previous work (KARAMAOUNA, 1987).

RESULTS

POST-EMBRYONIC DEVELOPMENT

As we can observe in tab I both *A. matsakisi* and *A. pentelicona* have a development characterized by eight larval stadia, while sexual differentiation occurs in stadium VII ; maturity is reached in stadium IX. This developmental pattern is followed by most chordeumatidan species (BLOWER, 1978 ; DAVID, 1984), while some other patterns also exist within the group (GEOFFROY, 1984 ; DAVID, 1989) even within the family of Anthroleucosomatidae (MAURIES, 1982).

According to my observations, the larvae of stadium I are not very mobile, but they are self-feeding (gut content is visible).

TABLE I. — Post-embryonic development of *A. matsakisi* and *A. pentelicona*.
Développement post-embryonnaire de A. matsakisi *et* A. pentelicona.
* Stadium at which sexual differentiation occurs.
* *stade auquel débute la différentiation sexuelle*
** Stadium at which maturity is reached.
** *stade auquel la différentiation sexuelle est réalisée*

Stadium	Number of segment	Segmental formula
I	6	4/1
II	8	5/2
III	11	7/3
IV	15	10/4
V	19	14/4
VI	23	18/4
VII*	26	22/3
VIII*	28	25/2
IX**	30	27/2

TABLE II. — Head width (mm) and fresh mass (mg) per stadium (mean values and SD) of *A. matsakisi* and *A. pentelicona* (F = females ; M = males ; ad = adults).

Largeur de la capsule céphalique (mm) et masse corporelle fraîche (mg) par stade (valeurs moyennes et SD) de A. matsakisi *et* A. pentelicona *(F = femelles ; M = mâles ; ad = adultes).*

Stadium	Mean head width A.m		SD A.p		Mean fresh weight A.m		SD A.p	
I	.14	.00	.14	.00	.03	.00	.03	.00
II	.16	.00	.16	.00	.04	.00	.04	.00
III	.26	.00	.26	.00	.09	.00	.09	.00
IV	.30	.00	.30	.00	.21	.00	.21	.00
V	.33	.01	.34	.01	.38	.05	.40	.04
VI	.38	.01	.39	.01	.72	.07	.80	.09
VII F	.44	.01	.47	.01	1.51	.14	1.67	.17
M	.41	.01	.43	.01	1.03	.10	1.13	.11
VIII F	.52	.01	.58	.03	2.08	.53	4.07	.49
M	.48	.01	.52	.03	1.42	.16	2.77	.33
IX F ad	.61	.02	.66	.02	4.85	.53	6.90	.68
M ad	.56	.01	.60	.02	3.29	.40	4.65	.36

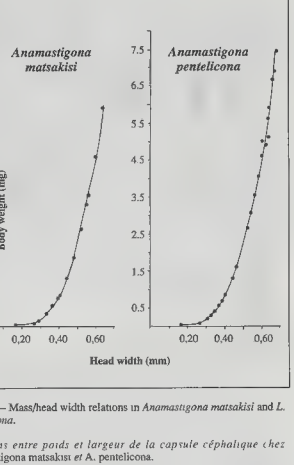


FIG. 1. — Mass/head width relations in *Anamastigona matsakisi* and *L. pentelicona*.

Relations entre poids et largeur de la capsule céphalique chez Anamastigona matsakisi *et* A. pentelicona.

The sequence of segmental formulas follows the rule of anamorphosis : $x_n + y_n = x_{n+1}$, where x is the number of podous rings, collum comprised, and y is the number of apodous rings, telson not comprised (according to BLOWER (1978), the semi-apodous ring from stadium III and on, is considered as apodous).

The values of fresh mass (TAB. II) agree with these of MEYER (1979) for the stadia IV, V and VI of *Triacontazona caroli* while being lower for the respective stadia of subadult and adult individuals.

Males of *A. matsakisi* achieve a maximum head width of 0.57 mm at a fresh mass of 3.7 mg and females reach 0.63 mm at a mass of 5.4 mg.

Males of *A. pentelicona* reach 0.62 mm at a mass of 5.1 mg and females 0.68 mm at a mass of 7.6 mg.

In both species, values of fresh mass and head width are significantly higher in females (U-test, $p < 0.01$).

The allometric equation $W = aHw^b$ (or logarithmically, lnW= lna + blnHw) was used to express the fresh mass (W) as a function of head width (Hw), which permits the estimation of mass by known head width (FIG. 1). This type of equation was firstly used by HUXLEY and TEISSIER (1936) ; very few data are available on millipedes (STRIGANOVA and MAZANCEVA, 1979 ; IATROU and STAMOU, 1988).

The parameter b represents the relative growth coefficient indicating here the mass increase per unit head width increase. The following results were obtained :

A. matsakisi $W = 33.78 . Hw^{3.93}$, or $lnW = 3.52 + 3.93\ lnHw$ ($r = 0.938$, $p < 0.01$)

A. pentelicona $W = 30.27 . Hw^{3.57}$, or $lnW = 3.41 + 3.59\ lnHw$ ($r = 0.956$, $p < 0.01$)

High values of b (3.93 and 3.59 respectively) indicate that relative growth, through the expression of mass as a function of head width is characterized by positive allometry ($b > 1$).

LIFE-CYCLES

The life cycles of *A. matsakisi* and *A. pentelicona* were followed from the variations of the stadial structure of their populations together with field observations during the study period (FIG. 2, 3).

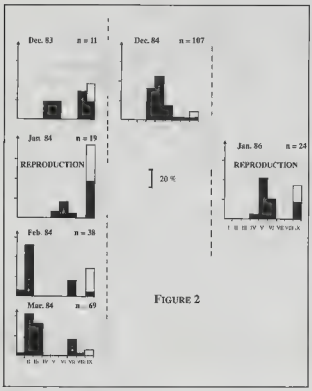


FIGURE 2

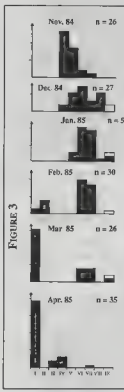


FIGURE 3

FIG. 2. — Variations of the stadial structure of the population of *Anamastiaona matsakisi* during its active period (Dec.'83 - Mar.'84) as well as during Dec.'84 and Jan.'86 (between Apr and Nov.'83 the population is not represented in the samples because of estivation). Stadium IX : open surfaces represent females while black ones represent males.
Variations de la structure de la population de Anamastigona matsakisi *pendant sa période active (avr. 83 à mars 84) et de déc. 84 à jan. 86 (du mois d'avril jusqu'au mois de novembre 83 la population n'est pas représentée dans les échantillons)*
Stade IX : les surfaces claires représentent les femelles et les surfaces foncées les mâles

FIG. 3. — Variations of the stadial structure of the population of *L. pentelicona* during its active period (Nov.'84 - Apr.'85) (in October 84 and from May to Sep.'85 the population is not represented in the samples because of estivation). Stadium IX : see figure 2.
Variations de la structure de la population de L. pentelicona *pendant sa période active (nov. 84 à avr. 85) (pendant le mois d'octobre 84 et du mois de mai jusqu'au mois de septembre 85 la population n'est pas représentée dans les échantillons). Stade IX : voir figure 2.*

A. matsakisi

During the first months of sampling, from April to November'83, the population was not represented in the samples (both quantitative and qualitative). The few specimens discovered, were inactive, estivating inside silky nests.

In the middle of December'83 the population, being reactivated by the autumn rains, was found in stadia IV, V and VIII, IX. One month later, it had advanced mainly in stadia V, VI, (partly VII) and IX. In February'84 stadia I and II appear, while stadia VII and IX are also found. In early March'84 the population is mainly composed by stadia II, III, VII and IX.

In December'84 the population consisted mainly of stadia IV, V, VI and IX and in late January'86 it was mainly composed of stadia V, VI and IX. Some differences between the stadial structure of December'83 and that of December'84 could be due to difference in the sample size (11 and 107 individuals respectively) or to climatic variations from one year to another.

Field observations indicate that reproduction occurs in January : many individuals were found in copula this month of the year. These observations are in agreement literature data concerning species of Western Europe (BLOWER, 1985). Sex ratio during reproductive period was equal to 1 : 1.

The most simple interpretation of these data leads to the suggestion that A. matsakisi has a two-year life cycle : A generation appears in February. In March it has advanced in stadia II, III and maybe IV. During the dry season estivation occurs, from April to November. At the begining of its second growth period, the generation emerges mainly in stadia IV and V (and maybe VII). Until March it has reached stadia VII and VIII. After a second estivation, at the begining of its third growth period the generation is found in stadia VIII and IX. By January all the individuals are mature and copulate, and few among them are still present after March.

A. pentelicona

Similar pattern of life cycle is followed by *A. pentelicona*.

In October'84 the population was not represented in the samples. In November'84 it was found in stadia IV, V, VI and VII. In December'84 a stadial spectrum from IV to IX can be found. One month later, the population is mainly composed by stadia V, VI, VII and IX. Offspring of stadia I and II firstly emerge in February'85 ; during the same month, stadia VI, VII and IX are also represented. In March'85 the majority of the population consists of stadium I, stadia VI, VII and IX being also found. In April'85 the population is composed of stadia I, III, IV and VII. From May to September'85 it is not represented in the samples

For *A. pentelicona*, as in the case of *A. matsakisi*, a two-year life cycle can be proposed :

A new generation emerges in February reaching stadia III and IV by April. After the dry season estivation, the population is reactivated by the autumn rains in November, consisting mainly of stadia IV and V. Until January of the third growth period the majority of the generation has reached maturity. None of the mature individuals survives after March

CONCLUSIONS - DISCUSSION

• The post-embryonic development of *A. matsakisi* and *A. pentelicona* is realized in nine stadia, identical to those described by BLOWER (1978) for several species, DAVID (1984) for *Melogona gallica* and GEOFFROY (1984) for *Nanogona polydesmoides*.

• Sexual differentiation occurs in stadium VII. This is also the case for the species studied by PEDROLI- CHRISTEN (1978) and DAVID (1984).

Some sexual dimorphism is observed : females are heavier and wider than males. Dimorphism was also observed by MEYER (1979).

• The effects of the unfavourable climatic conditions. - intense drought -, characteristic of mediterranean ecosystems, are reflected in the following points :

-The duration of the biological cycle : the two-year life cycle of the species investigated is prolonged in relation to the annual cycle of species living in temperate forests of western Europe (BLOWER, 1979, 1985 ; GEOFFROY, 1979 ; DAVID, 1984, 1989 ; READ, 1988b). This is due to the interruption of development because of the extended dry season estivation.

Prolongation of life cycle was also observed by MEYER (1979, 1990) and PEDROLI-CHRISTEN (1978) in chordeumatidans living in high mountain ecosystems, because of the hibernation induced by low winter temperatures.

An interesting point concerns the stadia at which the populations confront the difficult period of the year : in the case of the species under consideration the stress of the difficult period, caused by drought, is faced by immature individuals while in the case of high mountains, species for whom stress is caused by low temperatures, it is dealt by both adults and immatures. The same observations were made by LEWIS (1971, 1974) for polydesmidans living in savannas of Northern Nigeria. This author suggests that the reason why adults do not survive through the dry season is that they cannot produce moulting chambers and are thus denied the necessary protection that these afford. The same suggestion could also be made for the *Anamastigona* species, reinforced by field observations of immature individuals of *A. matsakisi* found during the dry period in silky nests (characteristic moulting chambers of the order Chordeumatida).

- the high values of the relative growth coefficient b of the allometric equation expressing mass as a function of head width (b = 3.93 for *A. matsakisi* and b = 3.59 for *A. pentelicona*) might, according to STRIGANOVA & MAZANCEVA (1979), reflect an adaptation to unfavorable environmental conditions. High values of coefficient b were also found by IATROU and STAMOU (1988) for *Glomeris balcanica* living in a mediterranean maquis ecosystem with *Quercus coccifera* (b= 3.417 and b=3.39, for males and females respectively).

• Further research on the life cycles of greek chordeumatidans should follow this work. Interest could especially be focused in the intra- and inter-specific variations of life cycles in order to investigate life cycle patterns in relation to climatic conditions, notably the basis —genetic or ecological— of these patterns. These questions have already been treated by some scientists for representatives of other orders, e.g. FAIRHUST (1974), DAVID (1982), SNIDER (1984), READ (1985) as well as for Chordeumatida, e.g. PEDROLI-CHRISTEN (1978), MEYER (1979, 1990), DAVID (1989), READ (1988b).

REFERENCES

BLOWER, J.G., 1970. - The millipedes of a Cheshire wood. *J. Zool Lond.*, 160 : 455-496

BLOWER, J.G., 1978. — Anamorphosis in the Nematophora. *Abh. Verh. naturwiss Ver Hamburg*, 21/22 : 97 103.

BLOWER, J.G., 1979. — The millipede faunas of two British limestone woods. *In* : CAMATINI, M. ed., *Myriapod Biology*, Academic Press, 203-214.

BLOWER, J.G , 1985. — Millipedes. *In : Synopses Br Fauna*, 35 : 242 pp

BLOWER, J.G & GABBUTT, P.D., 1964. — Studies on the millipedes of a Devon oak wood. *Proc zool Soc. Lond.*, 143 : 143-176.

BROLEMANN, H.W., 1935. — Myriapodes Diplopodes (Chilognathes I). Faune de France, 29 . 368 pp.

DAVID, J.-F., 1982. — Variabilité dans l'espace et dans le temps des cycles de vie de deux populations de *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff) (Iulida) *Rev. Ecol. Biol Sol*, 19 : 411-425

DAVID, J.-F., 1984. — Le cycle annuel du diplopode *Micron hordeuma gallicum* (LATZEL, 1884) *Bull Soc zool. Fr.*, 109 : 61- 70.

DAVID, J.-F., 1989. — Le cycle biologique de *Chamaesoma brolemanni* RIBAUT & VERHOEFF, 1913 (Diplopoda, Craspedosomatida) en forêt d'Orléans (France). Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 11 : 639-647.

FAIRHURST, C.P., 1974. — The adaptive significance of variations in the life cycles of Schizophyllinе millipèdes. *Symp. zool. Soc. Lond*, 32 575-587

GEOFFROY, J.-J., 1979. — *Les Peuplements de chilopodes et de diplopodes d'une Chênaie-Charmaie* (Station Biologique de Foljuif, Seine-et-Marne). Thèse de 3ème cycle, Univ. Paris VI, 179 pp

GEOFFROY, J-J., 1981. — Modalités de la coexistence de deux diplopodes, *Cylindroiulus Dunciatus* (Leach) et *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff) dans un écosystème forestier du Bassin Parisien . *Acta Œcologica Œcol. Gener.* : 2 (3) : 227-243.

GEOFFROY, J.-J, 1984. — Particularités du developpement post-embryonnaire du diplopode craspedosomide cavernicole *Opisthocheiron canayenrensis*. Mem. *BiosDeol.*, 11 : 211- 220

HALKKA, R., 1958. — Life history of *Schizophyllum sabulosum*. *Ann Zool Soc Zool Bot Fenn. « Vanamo »*, 19 : 1-72.

HOFFMAN, R.L., 1979. — Classification of the Diplopoda. Muséum d'Histoire Naturelle de Genève. 237 pp

HUXLEY, J.S. & TEISSIER, G , 1936. — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. C.R. Soc. Biol., 121, 934-936

IATROU, G.D & STAMOU, G.P., 1988. — Post-embryonic growth of *Glomeris balcanica* (Diplopoda : Glomeridae). Pedobiologia, 32, 343-353.

KARAMAOUNA, M., 1987. — *Ecology of millipedes in mediterranean coniferous ecosystems of Southern Greece*. Ph D. Thesis. University of Athens. 252 pp

KARAMAOUNA, M., LEGAKIS, A., PARASCHI, L. & BLANDIN, P — Etude d'un écosystème de maquis (Ile de Naxos, Cyclades, Grece). Traits généraux de peuplement de macroarthropodes édaphiques. *Bull. ecol.*, 21, 4 (*in press*).

LEWIS, J G E., 1971. — The life history and ecology of three paradoxosomatid millipedes (Diplopoda, Polydesmida) in Northern Nigeria. *J. Zool Lond*., 169 : 431-452

LEWIS, J G E., 1974. — The ecology of centipedes and mill.pedes in Northern Nigeria. *Symp Zool. Soc. Lond.*, 32 : 423-431.

MAURIES J-P. & KARAMAOUNA, M., 1984. — Myriapodes - Diplopodes nouveaux et peu connus des îles Naxos, Paros et Antiparos (Cyclades, Grece). Biol. *Gallo-Hellen.*, 11 (1) : 51-59.

MAURIES, J.P., 1982. — Diplopoda de l'Iran : *Persedicus n gen* (Craspedosomida : Anthroleucosomidae). *Senckenbergiana biol.*, 62. 4/6 : 385-390.

MEYER, E , 1979. — Life cycles and ecology of High Alpine Nematophora. - *In* : CAMATINI, M., ed., *Myriapod Biology*. Acad Press, London, 295 306.

MEYER, E., 1985. — Distribution, activity, life history and standing crop of Julidae (Diplopoda, Myriapoda) in the Central High Alps (Tyrol, Austria). *Holarctic Ecology*, 8 : 141-150.

MEYER, E., 1990. — Altitude-related changes of life histories of Chordeumatida in the Central Alps (Tyrol, Austria). *Proc.7th Congr Myriapodology*, A. Minelli (ed.), E. Brill, Leiden : 311 -322.

PEDROLI CHRISTEN, A., 1978. — Contribution a la connaissance du développement post embryonnaire de *Craspedosoma alemannicum* Verhoeff et de *Xylophageuma zschokkei* Bigler (Diplopoda, Nematophora) dans une tourbière du Haut-Jura, Suisse. *Revue suisse Zool.*, 85 (3) : 673-679

READ, H.J., 1985. — Stadial distributions of *Ommatoiulus moreleti* at different altitudes in Madeira with reference to life history phenomena (Diplopoda, Julidae) *Bijd Dierk.*, 55 : 177-180.

READ, H., 1988a. — The life histories of millipedes : A review of those found in British species of the order Iulida and comments on endemic Madeiran *Cylindroiulus species*. *Rev. Ecol. Biol Sol.*, 25 : 451-467.

READ, H., 1988b. — The life history of *Chordeuma proximum* Ribaut from a wood in Avon. *Bull Br Myriap gp*., 5 24- 27

SAHLI, F., 1974. — Sur les périodes larvaires asexuées et sexuées mâle et sur l'apparition des mâles adultes chez les Diplopodes Chilognathes. *Bull. Soc. Zool. Fr*., 99 (2) : 295-305.

SNIDER, R., 1984. — The ecology of *Polydesmus inconstans* (Diplopoda, Polydesmidae) in Michigan woodlots. *Pedobiologia*, 26 : 185-195.

STRASSER, K., 1974. — Uber Diplopoda-Chilognatha Grechenlands. I. *Revue suisse Zool.*, 83 (3) : 579-645

STRIGANOVA, B.R. & MAZANTSEVA, G.P., 1979. — Age and size structure of a population of *Pachyiulus foetidissimus* (Diplopoda) in the Caucasus. *Oikos*, 32, 416-421

VERHOEFF, K.W., 1925. — Neue Diplopoden Beitrage. *Zool. Jahrb., Iena*, 50 . 61-122.

VERHOEFF, K W , 1928. — Diplopoda. *In* : Bronn's *Kl. u. Ord. Tier-Reichs*. Leipzig ,5 II, 1 : 1-1072.

Bull Ecol., t 21 (4) 1990 : 111 118

LA DISTRIBUTION DES ABONDANCES SPÉCIFIQUES APRÈS IMMIGRATION*

Gérard CUSSET[1], Roger MAKANY[1] et Bernard ELKAIM[2]

(1) *Laboratoire de Phytologie quantitative, Université Pierre et Marie Curie-75252 Paris Cedex 05*
(2) Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie-75252 Paris Cedex 05.

MOTS-CLÉS : Distribution des abondances spécifiques - Modèle de MOTOMURA - Modèle de PRESTON - Modèle de MANDELBROT - Courbes de FRONTIER.

RÉSUMÉ
(Travail original)

Proposition d'un nouveau modèle pour la distribution des abondances spécifiques après immigration en fonction de la distribution d'un compartiment réservoir. Comparaison avec les modèles de MOTOMURA, de PRESTON, et de MANDELBROT et avec les courbes de FRONTIER

KEY-WORDS . Abundance distribution - Ecological models - MOTOMURA's model - PRESTON's model - MANDELBROT's model - FRONTIER's curves.

SUMMARY
(Original scientific paper)

THE ABUNDANCE DISTRIBUTION AFTER IMMIGRATION.
A new model of abundance distribution after immigration of species from a storage compartment to an initially empty place is propounded. A comparison with the MOTOMURA's model, the PRESTON's model, the MANDELBROT's model and the FRONTIER's curves is made

INTRODUCTION

D'assez nombreux modèles ont été proposés pour décrire la distribution des abondances spécifiques dans des communautés biologiques, qu'on y voit une description commode d'un caractère structural, ou, plus ambitieusement, un schéma interprétatif révélant, au moins en partie, « quel mécanisme a joué prioritairement dans la constitution de la communauté» (AMANIEU *et al.*, 1981). Comme l'écrivent ces auteurs, « l'usage a donné au terme de communauté le sens restreint de l'ensemble des populations monospécifiques répertoriées par l'échantillonnage dans un espace physiquement déterminé, sens qui a l'avantage de correspondre à la réalité concrète de l'observation ».

Nous présentons ici un nouveau modèle, probabiliste, fondé sur le schéma très général suivant :

Un compartiment-réservoir supposé « très grand », c'est-à-dire renfermant de nombreuses espèces, chacune avec un grand nombre d'unités de dissémination, émet, de façon itérative, à chaque fois un nombre aléatoire de ces unités qui s'installent dans un compartiment récepteur où chacune occupe un emplacement.

Un exemple peut être une clairière nouvellement créée (compartiment récepteur) au sein d'une forêt étendue (compartiment-réservoir) lui fournissant des diaspores dont chacune s'installe dans une niche individuelle

Notre but est de calculer la distribution des abondances spécifiques dans le compartiment récepteur en fonction de celle du compartiment-réservoir après un nombre suffisant d'itérations. La généralité de ce modèle réside en ce que nous ne prenons en compte que le phénomène d'immigration en écartant dans un premier temps, pour les végétaux l'*« ecesis»*... the adjustment of the plant to a new home. It consists of three essential processes, germination, growth and reproduction » (WEAVER & CLEMENTS, 1938), et pour les animaux les faits comparables de survie et de développement sous la pression de l'environnement.

Ces *ecesis*, ou leurs analogues pour les animaux, sont autant de cas d'espèce et l'état actuel des connaissances ne nous semble pas permettre de les traduire par une formule unique modificatrice du modèle général d'immigration que nous proposons. Il y a évidemment là une limitation. Nous verrons néanmoins que certains cas particuliers excluant toute ecesis ne sont pas dénués d'intérêt.

ÉTABLISSEMENT DU MODÈLE GÉNÉRAL

L'analogie probabiliste est la suivante : on considère une urne suffisamment grande contenant K boules réparties en r « espèces », chaque espèce comprenant k_i

** Pour des raisons independantes de la Rédaction et des auteurs, cet article a été publié dans le tome 21 (1990) fascicule 1, pages 11 à 18, sans que les épreuves aient été corrigées. De très nombreuses coquilles ayant altéré le texte, la Rédaction a décidé de le publié à nouveau*

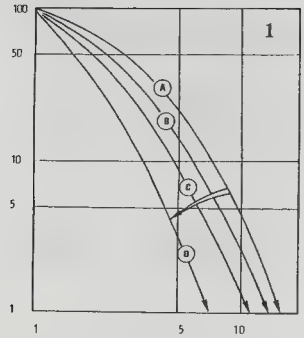


FIG. 1. — Réservoir à structure de MOTOMURA. ; b = 3,5 ; r = 15 ; n = 100 ; a variable (A = -0.01 ; B = -0,03 ; C = -0,05 ; D = -0,1). Explications dans le texte

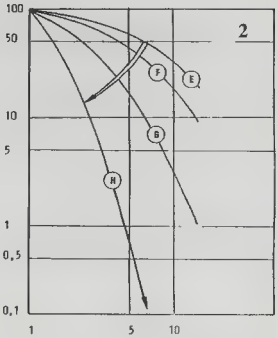


FIG. 2. – Réservoir à structure de MOTOMURA. ; a = -0,02 ; r – 15 ; n = 100 ; b variable (E = 2,5 ; F = 3 ; G = 3,5 ; H = 4). Explications dans le texte.

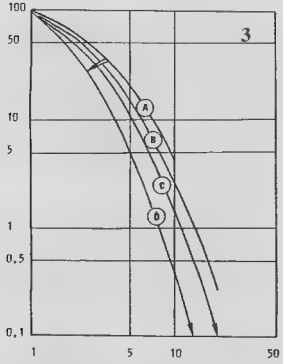


FIG. 3. — Réservoir à structure de MOTOMURA. a = -0,02 ; b = 3,5 ; n = 100 ; r variable (A = 10 ; B = 20 ; C = 30 ; D = 50). Explications dans le texte.

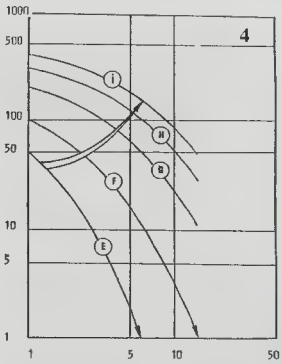


FIG. 4. — Réservoir à structure de MOTOMURA. a = -0,02 ; b = 3,5 ; r = 15 ; variable (E = 50 ; F = 100 ; G = 200 ; H = 300 ; I = 400) Explications dans le texte.

(i variant de 1 à r) boules identiques. On prélève un nombre quelconque de boules, ce qui constitue un tirage, et on les place dans un compartiment récepteur divisé en n cases, à raison d'une par case. On répète cette opération (tirage avec remise) et on s'intéresse à la loi de répartition cumulée des « espèces » dans le compartiment récepteur, et à sa convergence en probabilité après un grand nombre de tirages.

On admet que les n cases sont identiques entre elles, à tous points de vue, hypothèse déjà faite par UTIDA (1943) dans sa démonstration du modèle de MOTOMURA (1935). Écologiquement, cela signifie que le modèle « ne peut être valable que si la forme de vie et la taille des espèces en concurrence sont identiques, rigoureusement parlant, ou pas trop différentes. La condition rigoureuse étant irréalisable, nous nous contenterons de la deuxième condition » (INAGAKI, 1967).

Dans ces conditions :

a) la probabilité pour qu'une case donnée contienne un individu quelconque de l'espèce de rang i est

$$u_i = 1 - (1-(r.k_i/n.K))^{k_1}$$

(démonstration en annexe 1)

b) la probabilité qu'il y ait au moins un individu quelconque de l'espèce i dans le compartiment récepteur est:

$$v_i = ((1 - (r.k_1/n.K))^{k_1} ... (1 - (r. k_{i-1}/n.K))^{k_{i-1}} ((1 - (r k_1/n.K)) .. .(1- (r k_i/n.K))^{k_1})$$

(démonstration en annexe 2)

c) le nombre d'individus de l'espèce i que l'on espère trouver dans le compartiment récepteur a pour distribution :

$$q_1 = [((1 - (r.k_{i-1}/n.K))^{k_{i-1}}) . (1 -(1 - (r.k_i/n.K))^{k_i}) / (1- (1 - (r.k_{i-1}/n.K))^{k_{i-1}}]. q_{i-1}$$

(démonstration en annexe 3)

Cette formule récursive relie, sous les hypothèses précédentes, la distribution des abondances spécifiques du compartiment réservoir, quelle qu'elle soit, à celle du compartiment récepteur. Elle correspond à un modèle d'immigration pure.

TROIS EXEMPLES D'APPLICATION

Faisons maintenant trois hypothèses simples sur la structure des abondances spécifiques du compartiment réservoir:

Le réservoir a une structure uniforme

Dans ce cas les effectifs k_i de toutes les espèces sont égaux à p = K/r. Il en vient immédiatement :

$$q_i = (1-(1/n))^p . q_{i-1}$$

Les q_i suivent une progression géométrique de raison (1 -(1/n))p, c'est-à-dire une « loi » de MOTOMURA. Il est très facile de montrer que si S = (n.s) est la surface d'un territoire de n « superficies minimales nécessaires pour chaque individu » (UTIDA, 1943), on a

$$q_i = (1 - (s/S))^p . q_{i-1}$$

Le réservoir a une structure de Motomura

Les fréquences spécifiques dans le compartiment-réservoir répondent alors à

$$\log k_i = a.i + b$$

Il est toujours possible de prendre e comme base des logarithmes, d'où

$$k_i = c. \exp (a.i)$$

c étant une constante. De la même façon,

$$k_{i-1} = d. \exp (a.i)$$

avec

$$d = c.\exp (-a)$$

et

$$K = c. \exp (a) . (1 - \exp (a.r)) / (1 - \exp(a))$$

En reportant ces valeurs dans l'équation du modèle général et en posant

$$V = 1 - (r.c.\exp(a.i)/n.K) \text{ et } W = 1 - (r.d.\exp(a.i) / n.K)$$

on obtient :

$$q_i = [Vc \exp(a.i) . (V-c \exp(a.i) - 1)/(W-d.\exp(a.i)_{-1})]. q_{i-1}$$

La distribution des abondances spécifiques dans le compartiment récepteur dépend de 4 paramètres a, b, r et n. Les 3 premiers caractérisent le compartiment-réservoir et le dernier traduit la taille du compartiment récepteur.

Une telle expression se prête bien à une simulation sur ordinateur qui nous a fourni les résultats représentés en coordonnées logarithmiques figures 1 à 4.

Le réservoir a une structure log-normale

Examinons maintenant le cas où la distribution des abondances spécifiques dans le compartiment-réservoir est log-normale, c'est-à-dire répond au modèle de PRESTON.

Cette distribution est représentable par l'équation de la droite des probits des effectifs en pourcentages cumulés, p_i :

$$\log_2 (k_i) - m = a\,(P_i - 5)$$

En posant $b = m - 5.a$

$$k_i = 2^b \,.\, 2^{a.Pi}$$

En posant $g = 2^b$

$$Z = 1 - (r.g.2^{aP_i} / n.K)$$

$$Y = 1 \quad (r.g.2^{aP_{i-1}} / n.K)$$

$$K = g.\sum_{i-1}^{r} 2^{a.\,P_i}$$

et en portant les expressions obtenues dans l'équation générale, on obtient

$$q_i = [Z g.2^{a.Pi} (Z - g.2^{a.Pi_{-1}}) / (Y - g.2^{a.Pi-1} - 1)].\, q_{i-1}$$

le premier terme de cette série récursive étant égal à

$$q_1 = n.\,(1 - (1 - r.g.2^{a\,P1} / n.K))\; g.\; 2^{a\,P1}$$

Comme dans le cas précédent, le modèle contient les quatre paramètres a, b, r et n, dont la variation a fourni les résultats représentés figures 5 à 8 en coordonnées logarithmiques. En faisant varier le seul paramètre n caractéristique du compartiment-récepteur et en prenant des valeurs « moyennes » pour les trois autres, on constate (FIG. 5) que les courbes représentatives initialement convexes deviennent de plus en plus nettement concaves à gauche. En faisant varier un par un les paramètres du compartiment réservoir (FIG. 6, 7, 8) et en gardant n constant, les familles de courbes représentatives ont un comportement semblable entre elles. Pour les valeurs faibles des parametres, il apparaît des courbes concaves à gauche. Si ces valeurs augmentent, la concavité régulière disparaît ; l'effectif de l'espèce de rang un continue à croître mais les effectifs des autres espèces diminuent de plus en plus nettement et les courbes en coordonnées logarithmiques prennent une allure en S avec concavité à droite dans leur partie supérieure.

Il est remarquable de constater que le modèle d'immigration pure que nous proposons donne, dans le cas que l'on peut supposer fréquent d'un réservoir à structure

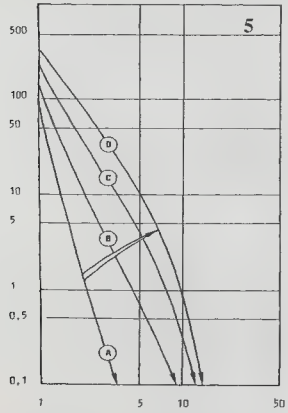


FIG. 5. — Réservoir à structure de PRESTON a = 0,6 ; b = -2 , r = 15 , n variable (A = 100 ; B = 200 ; C = 400 ; D = 1000). Explications dans le texte.

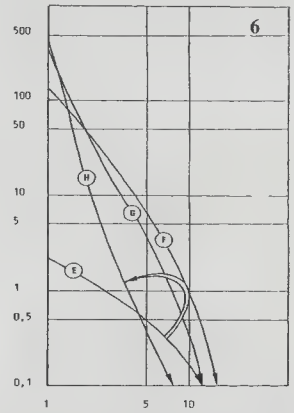


FIG. 6. — Réservoir à structure de PRESTON. b = -2, r = 15 ; n = 600 ; a variable (E = 0,3 ; F = 0,55 ; G = 0,65 ; H = 0,7). Explications dans le texte.

log-normale, des familles assez complexes de courbes où une variation continue des valeurs des paramètres entraîne d'importantes déformations au moins analogues à celles constatées empiriquement dans l'étude de communautés aquatiques.

DISCUSSION

Le modèle général proposé concerne un phénomène d'immigration pure. Il importe d'en bien marquer les limites. Il s'applique évidemment au cas où ce sont les individus migrants eux-mêmes qui sont décomptés, par exemple les grains de pollen provenant d'un ensemble végétal ou la « seed-rain » en un endroit donné.

En faisant les hypothèses supplémentaires d'une mortalité linéairement densité-dépendante au sens de SMITH (1935) pour chaque espèce —le « self thinning » de HARPER (1977) — et que le coefficient de proportionnalité soit identique pour toutes les espèces en cause, les courbes représentatives telles que nous les avons figurées subissent simplement une translation parallèle à l'axe des ordonnées quand on représente les effectifs des survivants. Ces hypothèses ne semblent, cependant, pas entièrement réalistes. La « 3/2 thinning rule » qui a été démontrée de façon convaincante pour un nombre non négligeable de végétaux (YODA *et al* ,1963 ; HARPER, 1977) conduirait, comme dans le cas précédent, à une simple translation des courbes représentatives en coordonnées logarithmiques, mais elle ne tient pas compte de la compétition interspécifique, l'«alien-thinning» de HARPER (1977) phénomène encore mal quantifié. Dans l'état actuel des connaissances, il nous semble nécessaire de limiter le modèle général proposé au cas de l'immigration dans un compartiment initialement vide.

Un des intérêts de ce travail réside en des considérations plus méthodologiques. Les trois applications présentées amènent à se poser trois séries de problèmes fondamentaux.

LE RÉSERVOIR A UNE STRUCTURE UNIFORME

Même si le cas d'une distribution uniforme dans le réservoir semble plus théorique que réellement fréquent, la structure dans le compartiment récepteur, correspondant aux hypothèses que nous avons faites, est décrite par une équation formellement identique à celle du modèle de

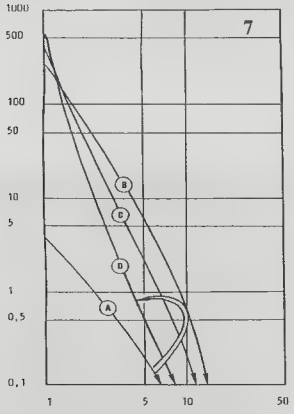


FIG. 7. — Réservoir à structure de PRESTON. a = 0,6 ; r = 1.5; n = 600 b variable (A = -4 ; B = -2 ; C = -1 ,8 ; D = -1 ,4). Explications dans le texte

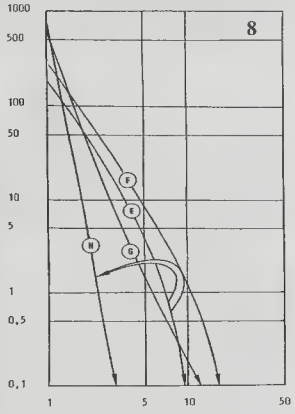


FIG. 8. — Réservoir à structure de PRESTON. a = 0,6 ; b = -2 ; n = 600 r variable (E = 10 ; F = 20 ; G = 60 ; H = 70). Explications dans le texte.

MOTOMURA. Ce modèle repose sur l'examen statique d'un territoire où sont réparties des espèces qui obéissent à « un ordre de puissance » (UTIDA, 1943), et a été conçu par MOTOMURA (1935) et UTIDA (1943) comme traduisant « une loi par la lutte pour la vie ». Ce raisonnement, tout à fait darwinien, s'applique probablement à des communautés dont l'environnement est fortement contraignant » (AMANIEU *et al.*, 1981). Par contre les communautés pionnières résultent au moins dans leurs débuts temporels, d'un phénomène dynamique d'immigration et on ne peut écarter l'hypothèse que leur structure proviendrait de modalités analogues à celles que notre modèle prend en compte.

De toutes façons, il est remarquable de constater que deux ensembles d'hypothèses très différents conduisent à une même équation. La seule observation de la structure d'une telle communauté, sans étude particulière de la façon dont elle se forme, et la constatation que cette structure peut être décrite par une *équation* de MOTOMURA, ne suffit pas à ce que l'on puisse conclure qu'elle répond au *modèle* de MOTOMURA, qui inclut l'ensemble des concepts explicatifs proposés par UTIDA (1943), MOTOMURA s'étant limité à une constatation empirique.

Il s'agit là d'un problème général. Si un certain corpus explicatif impose une certaine équation, cette même équation n'entraîne nullement l'acceptation obligatoire de ce corpus explicatif. Il n'y a, généralement, pas réciprocité entre les deux

LE RÉSERVOIR A UNE STRUCTURE DE MOTOMURA

Les diagrammes rangs-abondances spécifiques ont une apparence très semblable dans les simulations que nous avons faites (FIG. 1 à 4) et dans des distributions empiriques attribuées au modèle de MANDELBROT (1952). Ce modèle est la loi canonique qui relie la fréquence au rang dans un classement par probabilités décroissantes dans le cas optimal où une variable « coût » est éliminée des calculs. Dans sa forme originelle (1952), le coût en question est celui de la théorie des jeux de stratégie et l'analyse faite à partir de l'information au sens de SHANNON (1948). Bien que SCHÜTZENBERGER (1953) ait montré « qu'en toute rigueur, il s'agit là d'un problème d'analyse discriminative — donc d'une information de WALD », MARGALEF (1957) a appliqué à l'Écologie le modèle de MANDELBROT de la même façon que QUASTLER (1953) l'avait étendu à la Biologie. Cette notion de coût, assez claire dans la thèse de MANDELBROT (1952), où l'exemple choisi au départ est celui de messages en alphabet morse où le coût correspond au nombre de signes et à leur durée, est beaucoup plus difficile à cerner en Écologie. Par exemple, la somme des coûts de l'ensemble des espèces d'une communauté devrait être constante, ce qui entraîne qu'il s'agisse d'une communauté fermée sans échange avec l'extérieur. « L'application à l'écologie de ces notions reste périlleuse, mais non exempte d'intérêt » (AMANIEU *et al.*, 1981). Plus récemment, MANDELBROT (1968), lui-même, semble être devenu assez hésitant devant son propre modèle : « la loi observée a résisté à l'analyse de façon tout à fait inattendue... notre méthode peut être exprimée de plusieurs façons mathématiquement équivalentes mais faisant appel à des intuitions si différentes que chacune de ses variantes a ses partisans et ses détracteurs décidés. Quant à nous, il y a fort longtemps que nous avons renoncé à émettre des préférences. Nos modèles impliquent tous un certain concept de « coût ». Malheureusement cela ne mène qu'à des paradoxes... Le code cérébral supérieur est ce qui compte dans la théorie... nous ne nous cachons pas que tout recours aux fonctions supérieures du cerveau peut paraître n'être qu'une sorte d'assurance contre toute vérification sérieuse ». Il semble donc qu'actuellement le modèle de MANDELBROT soit, pour son auteur, essentiellement une loi empirique.

La simulation que nous avons faite, à partir d'une équation très différente de celle de MANDELBROT fournit des résultats inattendus. Par exemple, en prenant a = -0,02, b = 3,5, r = 15 et n = 100 on obtient les valeurs de la première colonne du tableau I, alors qu'un modèle de MANDELBROT d'équation.

$$\log_e q_i = 17.86 - 5{,}53 \log_e (i + 10)$$

donne les valeurs de la colonne 2 du même tableau.

TABLEAU I

Rang	Effectif selon notre modèle	Effectif selon le modèle de MANDELBROT
1	4,59	4,60
2	4,11	4,12
3	3,67	3,67
4	3,25	3,25
5	2,87	2,86
6	2,51	2,50
7	2,17	2,16
8	1,86	1,84
9	1,56	1,54
10	1,27	1,25
11	1,00	0,99
12	0,75	0,74
13	0,51	0,53
14	0,27	0,26
15	0,04	0,09

Les valeurs de ces deux colonnes sont remarquablement voisines. Un test G (« log-likehood ratio test ») selon SOKAL & ROHLF (1981) donne G = 0,098 ce qui correspond à un risque que les deux séries ne soient pas égales de l'ordre de 8.10^{-6}. Dans la pratique, il est impossible de distinguer une structure résultant d'un modèle de MANDELBROT parfaitement réalisé et une structure provenant d'un phénomène d'immigration pure selon le schéma que nous avons adopté.

LE RÉSERVOIR A UNE STRUCTURE LOG-NORMALE

Une telle distribution dans le réservoir concerne soit une communauté nomocénotique au sens de DAGET *et al* (1972), soit un mélange de plusieurs communautés élémentaires dont les structures individuelles peuvent être quelconques (WHITTAKER, 1972 ; VIEIRA DA SILVA, 1979). Les simulations auxquelles nous avons procédé dans ce cas ont fourni (FIG. 5 à 8) des familles de courbes assez complexes. D'une façon générale, à des valeurs assez faibles des paramètres a, b et r correspondent des courbes concaves alors qu'à des valeurs fortes des mêmes paramètres correspondent des sigmoïdes où l'effectif de l'espèce de rang 1 domine très nettement les effectifs des autres espèces. Ces courbes sont fort voisines de courbes empiriques établies en Planctonologie (FRONTIER 1976, 1977 ; BERTHON 1980 ; DEVAUX *et al.* 1983 ; FRANCEZ 1987).

Le problème qui se pose est de savoir s'il ne s'agit que d'une coïncidence. Il ne semble pas impossible que la procédure de collecte des données dans cette discipline (prélèvement de petits échantillons et cumul des données ainsi recueillies) soit analogue à la méthode de tirage probabiliste qui est à la base du modèle d'immigration que nous proposons. Dans ce cas il s'agirait d'« immigration » dans les récipients de récoltes, évidemment sans *ecesis*. La déformation des courbes de FRONTIER, sigmoïdales pour des communautés juvéniles et concaves à droite pour des stades mûrs pourrait alors correspondre à une diminution des paramètres a, b et r au cours de la succession écologique, dans le compartiment réservoir que serait la communauté naturelle étudiée à structure constamment log-normale. Les courbes de FRONTIER seraient la traduction dans la communauté-échantillon réellement étudiable de l'évolution temporelle d'une communauté naturelle répondant au modèle de PRESTON, ou d'un mélange de plusieurs communautés élémentaires.

De telles remarques mettent, une fois de plus, en valeur l'importance d'une définition précise du terme « communauté », dont une Tribune libre de ce même Bulletin (1985) a montré l'ambiguïté. Pour notre part, il semble nécessaire de séparer nettement une communauté au sens d'AMANIEU *et al.* (1981), rappelé au début de cet article, et la communauté du compartiment réservoir étudié, réalité naturelle qui intéresse en priorité l'écologue. L'étude précédente montre que les distributions des abondances spécifiques peuvent en être notablement différentes.

Dans le premier cas, nous proposons de parler de « communauté-échantillon » (ou, plus simplement, d'échantillon) et, dans le second, de « communauté naturelle étudiée » (ou de communauté naturelle).

BIBLIOGRAPHIE

AMANIEU M., GONZALEZ P.C. & GUELORGET O., 1981 — Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondances. *Acta œcol. (Ecol gen* , 2 · 265-286

BERTHON C., 1980. — *Contribution à l'étude du phytoplancton du Dayet el Roumi (Maroc).* D.E.A. Univers. Clermont Ferrand II 41 p (multigraphié).

DAGET J., LECORDIER C. & LEVEQUE C., 1972. — Notion de nomocénose ; ses applications en Écologie. *Bull Soc. Ecol.*, 3 : 448-462.

DEVAUX J., MILLERIOUX G. & AMBLARD C., 1983. — Échantillonnage du plancton lacustre, *in* FRONTIER S. éd. *Stratégies d'échantillonnage en Écologie*. Masson, Paris : 291-310

FRANCEZ A.J., 1987. Successions écologiques dans les tourbières : le peuplement de rotifères du lac-tourbière de Chambedaze. *Bull. Soc Ecol* , 18 : 31-38

FRONTIER S., 1976. — Utilisation des diagrammes rang fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech océanogr* , 1 : 35-48.

FRONTIER S., 1977. — Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Soc. Ecol.*, 8 : 445-464.

HARPER J.L., 1977. — *Population biology of plants*. Academic Press, London.

INAGAKI H., 1967. — Mise au point de la loi de MOTOMURA et essai d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu*, série B, *Océanogr.*, 18 : 153-166

MANDELBROT B., 1952. — *Contributions à la théorie mathématique des communications*. Thèse d'État, Paris. dactyl.

MANDELBROT B., 1968. — Les constantes chiffrées du discours *in Le langage*. La Pléiade, Gallimard éd., Paris

MARGALEF D R , 1957. — La teoria de la informacion en ecologica *Mem. Real. Acad. Cienc. Art*, Barcelona, 32 : 373-449

QUASTLER H., 1953. — *Information theory in Biology*. Univ. Illinois Press. Urbana

SCHUTZENBERGER M.P., 1953. — *Contribution aux applications statistiques de la théorie de l'information*. Thèse État, Paris, Publ. Institut Statistique Univ. Paris, 117 p.

SHANNON C.E., 1948. — A mathematical theory of communication. *Bell System techn. J.*, 27 : 379-423 et 623 656.

SMITH H S., 1935. — The role of biotic factors in the determination of population densities. *J Econ. Ent* , 28 : 873-898.

SOKAL R.R. & ROHLF F.J., 1981. — *Biometry*. Second edition, Freeman and Company, New-York

UTIDA T., 1943. · Considérations théoriques sur la série géométrique de MOTOMURA des abondances spécifiques dans les communautés. *Sentagaku kenkyuu*, 9 : 173-178

VIEIRA DA SILVA J., 1979. — *Introduction à la théorie écologique*, Masson, Paris.

WEAVER J.E. & CLEMENTS F E., 1938 — *Plant Ecology*. McGraw-Hill Co , New-York.

WHITTAKER R H , 1972. — Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 : 213-251

YODA K., KIRA T., OGAWA H. & HOZUMI K., 1963. — Self-thinning in overcrowded pure stands under natural and cultivated conditions. *J. Biol. Univ. Osaka*, 14 : 107-129.

ANNEXE 1

On considère la variable aléatoire Z_{ij} égale au nombre d'individus de l'espèce i dans une case donnée j. Cette v.a. est égale à 1 si la case j contient 1 individu de l'espèce i, et à 0 si cette case ne contient aucun individu de cette espèce.
Soit u_i la probabilité que $Z_{ij} = 1$. La probabilité que $Z_{ij} = 0$ est donc $1 - u_i$. Soit ω_{ih} un individu quelconque de rang h de l'espèce i.
Alors l'évènement

$$(Z_{ij} = 1) = \bigcup_{h=1}^{ki} \left\{ \omega_{ih} \in (j) \right\}$$

signifie qu'il existe un individu ω_{ih} dans la case j.
L'évènement contraire est

$$(Z_{ij} = 1) = \bigcap_{h=1}^{ki} \left\{ \omega_{ih} \notin (j) \right\}$$

La probabilité pour qu'un individu ω_{ih} soit dans une parcelle j donnée est alors de $(k_i/K).(r/n)$.
On en déduit que la probabilité pour que la case j ne contienne aucun individu de l'espèce i est

$$p(\overline{Z_{ij} = 1}) = (1 - (r.k_i/n.K))^{ki}$$

$$u_i = 1 - (1 - (r.k_i/n.K))^{k_1}$$

ANNEXE 2

La probabilité qu'il y ait au moins un individu quelconque de l'espèce 1 dans le compartiment récepteur est

$$v_1 = u_1 = 1 - (1 - (r.k_1/n.K))^{k_1}$$

La probabilité que le compartiment récepteur ne contienne ni individu de l'espèce 1, ni individu de l'espèce 2 est

$$(1 - (r.k_1/n.K))^{k1} . (1 - (r.k_2/n.K))^{k2}$$

La probabilité que le compartiment récepteur possède au moins un individu quelconque de l'espèce 2 est donc

$$v_2 = (1 - r\,k_1/n.K))^{k1} - ((1 - (r.k_1/n.K))^{k1}.(1 - (r.k_2/n.K))^{k2})$$

En poursuivant ce raisonnement par récurrence

$$v_{i-1} = [(1 - (r.k_1/n.K))^{k1} \ldots (1 - (r.k_{i-2}/n.K))^{ki-2}] - [(1 - (r.k_1/n.K))^{k1} \ldots (1 - (r.k_{i-1}/n.K))^{ki-1}]$$

et

$$v_i = [(1 - (r.k_1/n.K))^{k1} \ldots (1 - (r.k_{i-1}/n.K))^{ki-1}] - [(1 - (r.k_1/n.K))^{k1} \ldots (1 - (r.k_i/n.K))^{ki}]$$

ANNEXE 3

Posons
W_i comme variable aléatoire égale au nombre d'individus de l'espèce i dans le compartiment récepteur
$q_i = E(W_i)$ le nombre d'individus de l'espèce i que l'on espère trouver dans le compartiment récepteur
ω_{li} un individu quelconque de l'espèce i et de rang l.
Nous avons :

$$E(W_i) = \sum_{j=1}^{n} P\left\{\exists \text{ case (j)} / \omega_{li} \in \text{ case (j)}, l = 1,\ldots k_i\right\}$$

$$E(W_i) = \sum_{j=1}^{n} v_i = n.v_1$$

Par conséquent,

$$q_i = n.v_i$$

La distribution dans le réservoir étant strictement monotone et la transformation continue bijective, la distribution dans le compartiment récepteur est également monotone dans le même sens, d'où

$$q_{i-1} = n.v_{i-1}$$

d'où

$$q_i = (((1 - (r.k_{i-1}/n.K))^{ki-1}).(1 - (1 - (r.k_i/n.K))^{ki}) / (1 - (1 - (r.k_{i-1}/n.K))^{ki-1})).\ q_{i-1}$$

Bull. Ecol., t. 21 (4) 1990 : 119-127

ÉVOLUTION DU PAYSAGE DANS LA FORÊT DE FONTAINEBLEAU AU COURS DES CINQ DERNIERS MILLÉNAIRES

Georges LEMÉE

Laboratoire d'Écologie végétale, Université de Paris Sud, 91405 - Orsay

MOTS CLÉS : Palynologie - Podzol - Ère post-glaciaire - Successions végétales.

KEY WORDS : Palynology - Podzol - Post-ice age - Vegetation successions.

RÉSUMÉ
(travail original)

La méthode palynologique appliquée à des podzols de la forêt de Fontainebleau a permis de reconstituer l'évolution du paysage au cours des cinq derniers millénaires, âge des plus anciennes landes reconnues. Sur les sols relativement fertiles du calcaire des plateaux et des plaines de sables limoneux s'établit la succession suivante : noisetier, tilleul, tilleul clairière de noisetiers, chêne, hêtre. Sur les pentes sableuses et les platières de grès, ce fut une alternance de lande à callune nue et peuplée de bouleaux auxquels se joignit le Pin sylvestre au début du XIX^ème^ siècle. Cette évolution a eu plusieurs causes.
1 - apparition de nouvelles espèces, hêtre, puis charme, enfin Pin sylvestre,
2 - successions « autogéniques » par changement du milieu sous l'action des arbres dominants, telles la succession lande - bétulaie - hêtraie sur pentes sableuses, la succession noisetier - tilleul, ou, actuellement, chêne - hêtre sur plateaux calcaires et plaines limoneuses qui atteignent un état stable climacique : tillaie à l'âge du Bronze, actuellement hêtraie ;
3 - interventions de l'homme, facteur majeur depuis le Néolithique : persistance pendant cette période du noisetier, exploité pour l'alimentation, devant les arbres, puis nouvelle extension de celui-ci à l'âge du Fer par destruction partielle de la futaie de tilleuls, puis extension et protection du chêne contre le hêtre depuis le début des temps historiques, maintien des landes par des incendies.
Le paysage actuel est stabilisé sous le contrôle de l'administration forestière, à l'exception des surfaces mises en réserves biologiques.

SUMMARY
(Original scientific paper)

LANDSCAPE EVOLUTION IN THE FONTAINEBLEAU FOREST AREA (FRANCE) DURING THE LAST FIVE MILLENIA

Palynological techniques applied to several podzolic soils of Fontainebleau forest enabled us to reconstitute the evolution of landscape during the last five thousand years (age of the oldest known heathland).
On fairly good soils established upon the table-lands (limestone) and the plains (silty sands) we meet the following succession : hazel (Corylus avellana) / lime (Tilia platyphyllos) / lime mixed with hazel / oak (Quercus sessiliflora) / beech (Fagus silvatica).
Upon sandy slopes and sandstone tables there were alternatively heathlands (Calluna vulgaris) and birch stands (Betula spp.), both mixed with scots pine (Pinus silvestris) since the beginning of the 19th century.
This evolution of the vegetation is due to several causes.
1 - The advent of new species as beech, then hornbeam (Carpinus betulus) and finally scots pine.
2 - Autogenic successions, due to environmental changes induced by the presence of dominant trees, for example heath / birch stand / beech forest on sandy slopes or hazel / lime and lately oak and beech upon table-lands and plains, both sites reaching a climacic state : lime forest at Bronze-age, beech forest today.
3 - Human intervention, which has been the main factor of evolution since neolithic. At that time hazel, exploited for food, was predominant over taller trees. Later, during the Iron-age, a new hazel extension is observed, due to large clearings in the lime timber forest. Later on, oak stands were protected by men from beech colonisation since the beginning of historical times. Regularly, heather lands could be maintained by fire. The landscape is stabilised today because of forest maintenance, except for the biological reserves (approximatively 300 hectares in Fontainebleau forest).

INTRODUCTION

Les écosystèmes actuels de la forêt de Fontainebleau sont la résultante d'une longue histoire qui les a conduits à la constitution de leur flore, de leur faune et à l'édification de leurs sols. Ils sont un moment dans une évolution continue, mais alternativement lente ou rapide. Les études à court terme, poursuivies sur quelques dizaines d'années, peuvent permettre de mettre en évidence les tendances évolutives actuelles. Sur une durée couvrant les sept derniers siècles, des documents d'archives apportent des indications plus ou moins précises sur l'évolution du paysage : ordonnances réglant les usages, puis réformation de 1664, aménagements de 1716, 1750, 1853. L'histoire de cette période a été rapportée par DOMET en 1873 et par M. DEROY en 1914. Mais la reconstitution du passé plus lointain couvrant plusieurs millénaires n'est réalisable que par la méthode palynologique grâce à la lente pénétration du

* Manuscrit reçu le 7 juin 1990, accepté pour publication le 17 septembre 1990.

pollen et à sa conservation dans les nombreux podzols qui couvrent depuis la préhistoire les pentes et dépôts éoliens de sables stampiens.

La très faible activité biologique de ces sols provoque une lente libération du pollen enrobé dans les agrégats humiques, suivie de leur entraînement par les eaux de percolation en profondeur où ils sont réincorporés à de nouveaux agrégats, ce qui rend leur descente très lente. Le profil pollinique retrace alors une longue histoire forestière remontant au début de la podzolisation. La grande analogie entre les profils polliniques étudiés est garante de leur fiabilité quant à l'évolution forestière ainsi reconstituée, qui doit par ailleurs tenir compte des caractères biologiques de production et de dissémination polliniques des espèces ainsi que de leurs exigences édaphiques. Quant aux causes des successions forestières, elles sont dépendantes du degré de stabilité de chaque phase et des facteurs à l'origine du déséquilibre ; elles restent plus ou moins hypothétiques selon les cas.

MÉTHODES ET LOCALITÉS ÉTUDIÉES

Les prélèvements ont été faits sur des tranches de 1 cm dans l'horizon organique de surface qui est un mor épais d'au moins 4 cm. Au-dessous, les tranches prélevées étaient d'une épaisseur de 2 cm. Le traitement préalable a consisté en une ébullition dans une solution de KOH à 10 % suivie dans les cas de suspensions très colorées de décantations, puis remises en suspension dans l'eau pure. Une centaine de pollens d'arbres, noisetier inclus, ont été dénombrés par échantillon.

La documentation réunie provient des localités suivantes, du nord au sud (FIG. 1) :

1 - Envers d'Apremont, 4 profils dont 3 publiés (LEMÉE, 1983), répartis au long de la route de la Solitude (parcelles 712-713), sur versant nord partiellement boisé de bouleaux et de pins, surmonté d'une lande à callune et prolongé à sa base par une futaie de chênes.

2 - Réserve des Hauteurs de la Solle, parcelle 253 : 5 profils dont 4 publiés (LEMÉE, 1981), mosaïque de lande à fougère aigle, molinie et callune, bétulaie, pineraie et hêtraie mélangée de quelques chênes, coulées de houx ; le plateau porte une chênaie et la réserve du Gros-Fouteau, la base du versant porte des plantations de pins.

3 - Rocher-Besnard : entre celui-ci et le Rocher des Princes (parcelle 440), un profil d'exposition sud près du sommet de la crête ; plantation de Pins sylvestres à sous-étage clair de chênes.

4 - Marion-des-Roches : deux profils sous chênaie jeune, l'un à la base nord de la pointe du Long Rocher, comprenant quelques hêtres âgés (parcelle 546), l'autre, qui est décrit ici, plus à l'est, en haut de versant d'une crête portant quelques pins d'environ 100 ans (parcelle 467) et surplombant à la base du versant nord une lande à bouleaux.

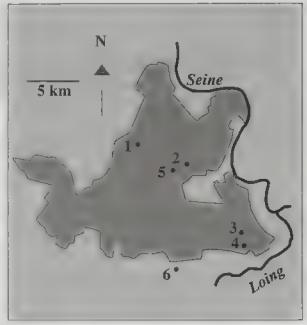


FIG. 1. — Emplacement des profils polliniques de sols décrits en forêt de Fontainebleau : 1. Envers d'Apremont (4 profils). 2. Réserve des Hauteurs de la Solle (5 profils). 3. Rocher Besnard (1 profil). 4. Marion des Roches (3 profils). 5. Réserves de la Tillaie (1 profil, GUILLET & ROBIN, 1972). 6. Sablière de Bourron-Marlotte (GUILLET, *in* ROBIN, 1979)

Fontainebleau forest map showing the sites of soil collections for pollinic diagrams

1. « Envers d'Apremont ». (These four diagrams have already been published in LEMÉE, 1985)
2. « Hauteurs de la Solle » Reserve (from LEMÉE 1982 and unpublished)
3. « Rocher Besnard » (unpublished)
4. « Marion des Roches » (unpublished)
5. « La Tillaie » Reserve (from GUILLET, in ROBIN, 1972)
6. « Bourron-Marlotte » sand-pit (from GUILLET, in ROBIN, 1979)

Nous disposons en outre :

- d'un profil établi dans le podzol meuble de la réserve de la Tillaie (5, FIG. 1) (GUILLET & ROBIN, 1972) ;
- d'un spectre pollinique du niveau aliotique d'un podzol sous lande à proximité ouest de cette réserve ;
- de 2 niveaux d'un podzol fossilisé dans la sablière de Bourron-Marlotte à proximité des limites sud de la forêt (6, FIG. 1) (GUILLET, *in* ROBIN 1979) ;
- de 2 profils minces sur la platière de Marion des Roches, au contact d'une ancienne fouille archéologique décrite par DOIGNEAU en 1883.

PRÉSENTATION DES PROFILS PALYNOLOGIQUES

Dans la figuration des diagrammes polliniques, les essences représentées pour un total de 100 % sont séparées en trois groupes suivant certains caractères communs à leur histoire ou à leur écologie.

1°) Le noisetier et le tilleul, qui se sont partagé la prédominance pendant les phases les plus anciennes, du Néolithique et du Bronze, ont en commun des exigences trophiques qui les éliminent des podzols, mais le noisetier est un arbuste héliophile alors que le tilleul est un arbre résistant à l'ombrage. Leur mode de dissémination pollinique est également différent : le noisetier est un grand producteur anémophile dont en outre la dissémination hivernale rencontre moins d'écrans à la dispersion alors que le caractère entomogame de la dissémination du tilleul le conduirait à être sous-représenté dans la pluie pollinique ; cependant Hyde et Williams (1945) le trouvèrent abondant au voisinage de tilleuls isolés et sa production pollinique serait équivalente selon Erdtman (1969) à celle du noisetier par unité de surface de peuplement. Des deux tilleuls indigènes dans le Bassin parisien, *Tilia cordata* Mill et *Tilia platyphyllos* Scop., c'est ce dernier qui nous a paru seul représenté à Fontainebleau ; le caractère différentiel le plus sûr est le réticulum de l'exine formé de mailles plus larges chez *T. platyphyllos*, avec un vide central plus marqué (Andrew, 1971 ; Mittre, 1971).

2°) Le chêne et le hêtre sont deux grands arbres de futaie, le second plus résistant à l'ombrage que le premier, mais localisé aux expositions nord, plus fraîches, et aux sols limoneux épais, riches en réserves d'eau. Mais tous deux supportent des conditions de fertilité très différentes La production de pollen par le chêne sessile est supérieure à celle du hêtre (Pohl, 1937 ; Jonassen, 1950 ; Heim, 1963 ; Leméé, 1987…). Cependant, à cause de leur fertilité irrégulière, leur production sur plusieurs dizaines d'années est très inférieure à celle du noisetier, du tilleul et du bouleau (Erdtman, 1969).

3°) Le Bouleau (essentiellement *Betula verrucosa* Ehrh.) et le pin (en majorité *Pinus sylvestris* L.), essences de lumières obligatoires, s'accommodent des sols secs et stériles des landes de platières rocheuses et de pentes sableuses où elles sont exposées aux feux auxquels survit seul le bouleau. Ces espèces sont grandes productrices de pollen anémochore.

Les espèces non figurées sont l'aulne, présent jusqu'à 10 % du pollen d'arbres, mais qui est d'origine extérieure à la forêt, le charme apparu à l'âge du Fer est représenté par un nombre très faible de grains de pollen, le Châtaignier, également rare et apparu au début des temps historiques.

L'étendue du déboisement local est appréciée par la quantité du pollen d'arbres, PA, relativement à la totalité du pollen, PA + PNA, qui figure à la droite des diagrammes. Le rapport diminue avec la distance croissante du sondage aux lisières boisées, mais s'élève par contre, pour une même distance, avec la quantité de bouleaux ou de pins croissant dans la clairière. Les espèces non arborescentes, noisetier mis à part, sont représentées essentiellement par la callune avec quelques espèces indicatrices d'incendies et des spores de *Pteridium aquilinum*

DESCRIPTION DES DIAGRAMMES

ENVERS D'APREMONT (FIG. 2) :

C'est la localité qui a montré, en haut de pente, les profils les plus anciens (Leméé, 1983). Ils décèlent une phase à noisetiers presque purs avec plus de 80 % du pollen, celui du pin représentant 10 %. Le tilleul, très rare

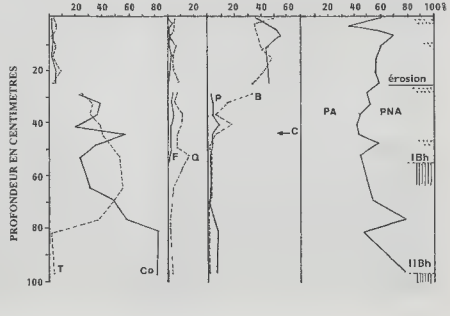
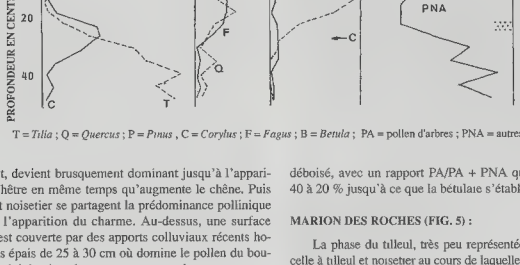


FIG. 2. — Profil pollinique de l'Envers d'Apremont (voir présentation du profil dans le texte). C: apparition du pollen de *Carpinus*
A droite, horizons alnotiques Bh, surface d'érosion, niveaux riches en particules charbonneuses marquées par des points.
Pollinic diagram from Envers d'Apremont (see text for explanations)
- First Carpinus *pollen grains : C*
- Alnotic levels to the right of the figure (Bh), erosion surface, charcoal in levels (dotted)
T = *Tilia* ; Q = *Quercus* ; P = *Pinus* ; Co = *Corylus* ; F = *Fagus* ; B = *Betula* ;
PA = pollen d'arbres ;
PNA = autres pollens.

FIG. 3. — Profil pollinique dans la réserve des Hauteurs de la Solle. C: apparition du pollen de *Carpinus*. A droite, la bande en pointillé marque un niveau riche en débris charbonneux
Pollinic diagrams from Hauteurs de la Solle.
- First Carpinus *pollen grains . C*
- The dotted strip to the right indicates a charcoal rich level



T = Tilia ; Q = *Quercus* ; P = *Pinus* , C = *Corylus* ; F = *Fagus* ; B = *Betula* ; PA = pollen d'arbres ; PNA = autres pollens

au début, devient brusquement dominant jusqu'à l'apparition du hêtre en même temps qu'augmente le chêne. Puis tilleul et noisetier se partagent la prédominance pollinique jusqu'à l'apparition du charme. Au-dessus, une surface érodée est couverte par des apports colluviaux récents homogènes épais de 25 à 30 cm où domine le pollen du bouleau et celui du pin sylvestre avec un peu de pin maritime.

HAUTEURS DE LA SOLLE (FIG. 3) :

Ce diagramme médit a été établi sur le piedmont sableux qui se prolonge par la plaine de l'hippodrome et est surmonté au sud et à l'ouest par des pentes de sable et d'éboulis gréseux à végétation variée où ont été établis les diagrammes publiés en 1981. Celui-ci commence par la phase de tilaie qui entoure une callunaie de faible surface. Puis la surface déboisée s'agrandit en même temps que le tilleul recule devant le noisetier, puis le chêne et le hêtre. A la suite d'un feu, le noisetier disparaît lui-même et le Bouleau s'établit dans la clairière. Enfin la lande se referme par une chênaie-hêtraie, puis une hêtraie presque pure depuis l'apparition du pin au début du 19ème siècle. Ce diagramme est très semblable à celui que nous avons publié en 1981 sous la hêtraie du versant nord.

ROCHER BESNARD (FIG. 4) :

Ce diagramme se distingue du précédent par la brièveté de la phase du tilleul, qui peut indiquer son caractère plus récent, puis par une prédominance nette du pollen du noisetier qui reculera devant celui du Bouleau, suite à un incendie, enfin par une plus grande abondance du pin, surtout à la base où son pollen atteint 20 %. Avec la disparition du noisetier, le pin commence son ascension jusqu'à la surface où il devient prédominant. Le site a été très déboisé, avec un rapport PA/PA + PNA qui est tombé de 40 à 20 % jusqu'à ce que la bétulaie s'établisse.

MARION DES ROCHES (FIG. 5) :

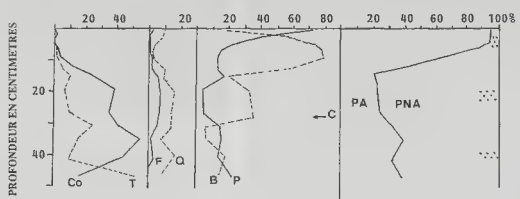
La phase du tilleul, très peu représentée, est suivie par celle à tilleul et noisetier au cours de laquelle le pollen du pin atteint 20 %. Un passage d'incendie fait tomber le rapport PA/PA + PNA de 50 % à 20 % ; une lacune par érosion apparaît alors, indiquée par l'apparition simultanée du hêtre et du Charme. Le hêtre et le chêne sont devenus relativement abondants en même temps que se maintient le pollen du noisetier. Une nouvelle lacune vers 12 cm, accompagnée de traces d'incendie, fait passer le spectre pollinique brusquement au pin, sans doute en plantation, avec disparition du noisetier et du tilleul. La jeune chênaie actuelle ne produit pas encore de pollen. Le pollen du Bouleau est resté abondant sur toute la hauteur du diagramme.

Un diagramme voisin de 350 m porte de nombreuses traces d'incendies depuis l'apparition du charme, qui ont fait descendre le rapport PA/PA + PNA jusqu'à 10 % en même temps que le bouleau a pris plus d'importance.

CHRONOLOGIE DES PHASES FORESTIÈRES

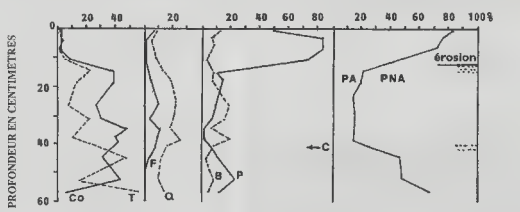
Les datations absolues ont été facilitées par l'étude archéologique et palynologique, complétée par quelques mesures de C_{14}, de la station de Videlles, 25 km à l'ouest de la forêt (ROUX, 1967). Cette succession est reproduite figure 6 à côté de celle des quatre podzols décrits ici. Le niveau le plus ancien est la phase à noisetiers reconnue à Apremont et qui remonterait à plus de 4500 ans d'après les mesures de C_{14} faites à Videlles. Dans les autres stations la formation des podzols remonte seulement à la phase subboréale du tilleul et de l'homme du Bronze.

FIG. 4. Profil pollinique au sommet du Rocher Besnard. C: apparition du pollen de *Carpinus*. A droite, trois niveaux riches en particules charbonneuses.
Pollinic diagram from top of Rocher Besnard
- First Carpinus *pollen grains : C*
- To the right 3 charcoal rich levels



T = *Tilia* , Q = *Quercus* ; P = *Pinus* ; Co = *Corylus* ; F = *Fagus* ; B = *Betula* , PA = pollen d'arbres ; PNA = autres pollens.

FIG. 5. – Profil pollinique de Marion des Roches, en bas du versant C : apparition du pollen de *Carpinus*. A droite, surface d'érosion et zones riches en particules charbonneuses marquées par des points.
Pollinic diagram from Marion des Roches, downslope.
- First Carpinus *pollen grains : C*
- To the right erosion surface and charcoal rich levels (dotted)



T = *Tilia* ; Q = *Quercus* , P = *Pinus* ; Co = *Corylus* ; F = *Fagus* ; B = *Betula* ; PA = pollen d'arbres . PNA = autres pollens.

La substitution du tilleul au noisetier a été rapide grâce à son pouvoir de dissémination. A Videlles elle s'est opérée en 250 ans environ à partir de 4500 AP (avant le présent). De même, dans le district des Lacs en Angleterre, il devint dominant en quelques siècles vers 5500 AP (PIGOTT et HUNTLEY, 1979). La datation de 3000 AP à Videlles en pleine phase du tilleul, celles plus incertaines de 3300 à 5000 AP dans le podzol inférieur de BOURTON-MARLOTTE (GUILLET, *in* ROBIN, 1979) et de 4000 AP dans le Bh d'un podzol proche de la Tillaie (GUILLET et ROBIN, 1972), confirment son âge subboréal. Cette forêt était fréquentée par les hommes du Bronze comme en témoigne le site de Marion des Roches (DOIGNEAU, 1883 ; BAILLOUD, 1961) où un sondage au contact de la fouille nous a montré la phase à tilleuls dans son horizon inférieur de terre compacte indicateur de l'ancienne surface habitée.

A l'âge du Fer et au début des temps historiques, les ouvertures faites dans cette forêt ont été accompagnées d'une recrudescence du noisetier. C'est pendant cette phase qu'apparut le Charme, essence qui accompagna les phases de défrichements depuis l'Europe centrale. En même temps le chêne et le hêtre remplaçaient progressi-

vement le tilleul et le noisetier, annonçant la forêt actuelle. Cependant le chêne fut favorisé vis-à-vis du hêtre pour ses nombreux usages : outre son exploitation comme bois d'oeuvre et de chauffage, ses glands nourrissaient plusieurs milliers de porcs au Moyen-Age ; ces « panages », associés au pacage par les bovins, étaient un fléau pour la régénération des peuplements. En 1376, une ordonnance de Charles V confirmée par des ordonnances en 1402, 1515 et 1578, « *prescrivit aux marchands, après le temps de vidange expiré, de labourer et semer en glands leurs coupes* » (Domet, 1873). Après la construction du château de Fontainebleau, des ordonnances de 1544, 73 et 78 fixèrent « *à un siècle la durée de révolution des futaies de chênes* » (Domet, 1873). En 1716, l'aménagement de La Faluère estimait à 45 % de la surface totale les bruyères et surfaces nues, le reste peuplé de chênes mêlés à un peu de charmes et très peu de hêtres. L'introduction du Pin sylvestre en 1786, suivie de plantations sur 6000 ha à partir de 1831 (Tendron, 1983), ouvrit la dernière phase palynologique de la forêt. En 1970, les descriptifs parcellaires ont fait ressortir 44 % de la surface en chênes, 10 % en hêtres, 37 % en pins sylvestres, 10 % restant en surfaces nues ou peuplées de bouleaux (Tendron, 1983).

Les recherches faites dans les réserves de la Tillaie et des Hauteurs de la Solle offrent des exemples de l'évolution historique de surfaces non aménagées. Dans la Tillaie, des charbons de bois trouvés dans des fosses anciennes ont été déterminés comme appartenant au chêne avec, dans l'une d'entre elles, du noisetier, du merisier et du hêtre rares ; le dosage du C14 a permis de les dater d'environ 1200 ans avant le présent (Jacquiot *et al.*, 1973). Un diagramme pollinique établi par Guillet et Robin (1972) dans le podzol central a montré une très forte prédominance du chêne dans la partie inférieure, puis sa régression progressive devant le hêtre qui a pu commencer vers l'an mille. Jusqu'à cette époque le pollen d'herbacées se tenait autour de 30 % du pollen total et celui de callune atteignait 10 %, ce qui évoque une chênaie ouverte qui laissera la place libre à l'invasion du hêtre lorsque le pâturage cessera.

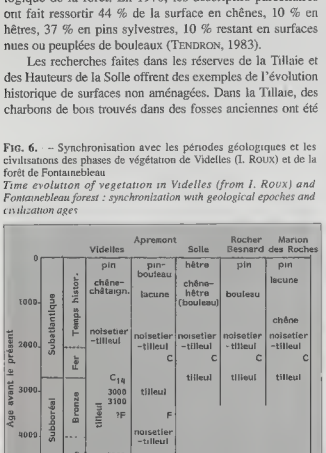


Fig. 6. – Synchronisation avec les périodes géologiques et les civilisations des phases de végétation de Videlles (I. Roux) et de la forêt de Fontainebleau

Time evolution of vegetation in Videlles (from I. Roux) and Fontainebleau forest : synchronization with geological epoches and civilization ages

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

A la fin de la période atlantique, à laquelle remontent les plus anciens diagrammes, le massif de Fontainebleau comprenait, comme maintenant, deux complexes de biosystèmes de dynamique et d'évolution différentes : les surfaces de lande sur sols podzolisés ou de très faible épaisseur, dont l'afforestation était absente ou clairsemée, et les surfaces suffisamment fertiles pour porter des peuplements forestiers denses.

ÉVOLUTION DES SURFACES NON BOISÉES

Elles couvrent les pentes sableuses plus ou moins encombrées de blocs rocheux et les platières de grès, dont la couverture végétale a été créée par les feux. Domet écrivait en 1873 que l' « *on doit mettre au nombre des fléaux de la forêt les incendies qui furent de tout temps redoutables par leur violence et leur nombre* » ; il cite pour les platières et gorges d'Apremont les grands incendies de 1662, 1726 et 1870. Doignon (1951) y fait encore état de 170 ha brûlés en 1945 et a relevé dans les archives de l'Inspection forestière 363 feux de 1940 à 1950 pour l'ensemble de la forêt. Les podzols alhotiques ont ainsi leur origine sous des landes à bruyères créées et maintenues par des feux qui ont laissé leurs traces sous forme de particules charbonneuses dans les profils.

Les tétrades polliniques de la callune, non anémophile, forment l'essentiel de l'apport autochtone de pollen, associé à celui d'espèces qui se multiplient après les incendies, *Rumex acetosella* s.l., *Chamoenerion angustifolium*, ou en extension après leur passage comme *Erica cinerea*, *Pteridium aquilinum*, suivies d'une colonisation par les bouleaux. Ces cycles pyrophiles se sont renouvelés en même temps que les surfaces intéressées s'agrandissaient comme le montre dans tous les profils l'abaissement du rapport PA/PA + PNA jusqu'à ce que l'installation du Pin sylvestre depuis le début du XIX^{ème} siècle, puis la lutte organisée contre les feux, inversent la tendance.

Les surfaces protégées du feu depuis longtemps ont pu se couvrir d'un peuplement dense de bouleaux, puis, sur les pentes nord et les bas de versants frais, s'est installée la hêtraie, stade terminal d'évolution tel qu'on l'observe dans la réserve des Hauteurs de la Solle. Cette hêtraie n'est encore qu'à sa première génération, avec un âge maximum de 250 ans ; en certains points, les troncs bas et l'étalement des couronnes dénotent un peuplement initialement ouvert.

ÉVOLUTION DES SURFACES BOISÉES DES PLAINES ET PLATEAUX LIMONEUX

Le pollen d'origine exogène reçu par la lande la plus ancienne, située sous la corniche de la platière d'Apremont, était celui du noisetier fortement dominant. Cette persistance du noisetier dominant jusqu'à la fin de la période atlantique pose le problème de ses causes. Le climat océanique, doux et humide, de cette période est certes favorable à cet arbuste (FIRBAS, 1949 ; GODWIN, 1975), mais la concurrence des espèces arborescentes aurait dû le confiner à des espaces de plus en plus restreints. Aussi est-il difficile de ne pas invoquer une intervention de l'homme néolithique, ses fruits entrant dans son alimentation et peut-être son feuillage pour celle des moutons.

Au nord-ouest de la forêt, le site de Videlles a fourni une phase à noisetiers (ROUX, 1967) dans un cadre de défrichements souligné par l'abondance du pollen de Graminées sauvages et d'Anthémidées, et a fourni des ossements de porcs, boeufs et moutons. Au sud de la forêt, près de Nemours, le Cirque de la Patrie a également mis en évidence une phase à noisetiers supposée à tort d'une période froide antérieure au Postglaciaire (BECK *et al.*, 1963), situé comme à l'Envers d'Apremont dans une lande à Éricacées.

A Poigny, en forêt de Rambouillet (JALUT, 1966), une tourbière a montré une proportion de pollen de noisetier presque constamment supérieure au total du pollen des arbres pendant toute la période atlantique et l'auteur y a décelé cinq phases de déboisement, dont une a livré du pollen de céréales. A Germigny-l'Evêque, sur la rive gauche d'un méandre de la Marne, une sépulture collective datée d'environ 4000 ans AP a livré du pollen de noisetier dominant sur celui des arbres dans un cadre de Graminées et de Composées qui indiquent un lieu de pâturage (ROBLIN-JOUVE et GIRARD, 1979). Dans les Pays-Bas et en Campine belge, le pollen du noisetier dominait aussi pendant l'Atlantique sur les pollens d'arbres

C'est dans ce paysage arbustif avec arbres clairsemés qu'à l'âge du Bronze se multiplia rapidement le tilleul. Sa prédominance sur le chêne et le hêtre, également présents, ne semble pas imputable aux conditions climatiques, mais à des causes biologiques : une plus grande fertilité localement confortée par la capacité de drageonner, ainsi qu'une plus grande protection des semis et jeunes rameaux vis-à-vis de l'abroutissement par les cervidés (ALLAIN *et al.*, 1978). En outre les peuplements de tilleuls ont pu faire l'objet d'une exploitation par les hommes du Bronze comme fourrage, bois de construction à la fois souple et résistant, et pour leur écorce fibreuse utilisée comme longes et cordages en Angleterre selon GODWIN (1975).

Cette phase a été reconnue dans diverses localités du Bassin parisien. Les plus proches de la forêt de Fontainebleau sont Videlles, entre 4700 AP et 3000 AP (ROUX, 1967, le Cirque de la Patrie près de Nemours (BECK *et al.*, 1963), où le chêne était assez abondant, Marolles-sur-Seine (ROUX, *in* MASSET et MADANT, 1967). Plus éloignés sont les sites de l'ossuaire d'Etauville à Lutz-en-Dunois (Eure-et-Loir) d'âge subboréal (PLANCHAIS, 1966b), de Coincy (HINOUT, 1964) et de la forêt d'Andigny (MUNAULT *et al.*, 1968) dans l'Aisne. Les plaines et collines d'Europe occidentale moyenne semblent avoir été recouvertes de tilleuls pendant les périodes atlantique et subboréale plus que ne l'indiquent les analyses polliniques de tourbières en raison du faible transport du pollen de ces arbres. Ainsi *« dans la région lyonnaise et en Bourgogne,* Tilia *tient la première place dans le milieu forestier de l'Atlantique »* (ARGANT, 1988). Il en a été de même plus au nord comme dans la province de Liège (HAVINGA, 1978), au Danemark (IVERSEN, 1960) et en certains sites écologiquement favorables de l'Angleterre (GODWIN, 1975 ; PIGOTT et HUNTLEY, 1979 ; BRADSHAW, 1981).

Par son extension et sa stabilité, cette tillaie peut être considérée comme un paléoclimax et la succession noisetier-tilleul comme une succession naturelle. C'est pendant cette phase du tilleul que s'étendirent les landes à bruyères sur les platières gréseuses et les pentes de sable ; le Pin sylvestre y était présent, avec une proportion pollinique plus élevée dans le sud de la forêt, associé aux bouleaux dont l'abondance était contrôlée par la fréquence des feux. C'est dans ce complexe qu'ont habité les hommes du Bronze comme en témoigne le site de Marion des Roches en bordure sud de la forêt actuelle (DOIGNEAU, 1883 ; BAILLOUD, 1961)

Au Subatlantique, la nouvelle progression du noisetier aux dépens du tilleul indique une déforestation des plateaux et pentes limoneuses. De même en Angleterre, OLDFIELD (1960) interpréta le déclin du tilleul comme dû à l'homme préhistorique et TURNER (1952) en apporta la démonstration par le fait qu'il n'est pas synchrone, ce dernier s'échelonnant selon les localités entre 4000 et 2360 AP. A Fontainebleau, l'apparition du charme pendant l'âge du Fer a marqué, comme en Europe centrale (MÜLLER, 1947 ; WIERMANN, 1965), l'accentuation des déboisements du début du Subatlantique ; un abri sous roche des platières d'Apremont a mis en évidence une couche occupée par l'homme de la Tène (deuxième âge du Fer)

avec « *des noisettes et des glands carbonisés* » (DESFORGES, 1965) évoquant une utilisation alimentaire de ces deux espèces.

A Videlles, le pollen de noisetier ne redevint dominant sur celui du tilleul que vers 1800 AP (ROUX, 1967). Assez semblable a été l'évolution à Montbani dans l'Aisne (PLANCHAIS, 1972) où, dans un site de pâturages, le pollen de tilleul demeura dominant sur celui du noisetier jusqu'à l'époque de la Tène. A Averbode, dans la Campine belge, la phase à noisetier et tilleul se termina, à la fin du Subboréal, par la dominance du pollen de noisetier, dans un site de lande à Éricacées (DRICOT, 1961).

En forêt de Fontainebleau, ces deux essences sont maintenant quasi disparues : le noisetier se maintient dans d'anciens taillis-sous-futaie sur calcaire de Brie proches des rives de la Seine ; le tilleul ne survit qu'en individus isolés sur l'emplacement des anciennes tillaies, l'un dans la réserve de la Tillaie avec un diamètre de 0.60 à 1,30 m, deux autres sur colluvions limoneuses au Puits du Cormier et non loin de la mare aux Évées (DOIGNON, 1989). Un inventaire de l'ONF en 1987 a dénombré six exemplaires entre 15 et 30 cm dans la réserve de la Tillaie ainsi que cinq de moins de 30 cm dans celles du Gros Fouteau (GIRARD, non publié).

La domination du chêne apparut avec les temps historiques, puis fut maintenue par l'action de l'homme qui le protégea contre la tendance envahissante du hêtre.

Ainsi les transformations du paysage végétal au cours des cinq derniers millénaires ont eu plusieurs causes :

1 - l'appartion de nouvelles espèces ; le hêtre est arrivé d'Europe centrale à la fin de la période atlantique, peut-être favorisé par le refroidissement du climat. Le charme est arrivé également de l'est, mais seulement au début de la période subatlantique à la faveur des importants déboisements de l'âge du Fer, comme cela a été montré dans le nord-ouest de l'Allemagne (WIERMANN, 1965), en Hollande (VAN ZEIST, 1959) et au Danemark (IVERSEN, 1969). Le Châtaignier, toujours clairsemé, a été introduit vers l'époque gallo-romaine. Enfin le Pin sylvestre, disparu, a été réintroduit par l'homme au début du 19ème siècle et a modifié le paysage des platières et des landes sur pentes nues.

2 - les successions « autogéniques » selon l'expression de TANSLEY (1935), dans lesquelles des changements sont provoqués par les plantes elles-mêmes sur leur environnement au profit de leurs successeurs, répondent au « modèle de facilitation » de CONNELL et SLATYER (1977). Tel est le cas des Hauteurs de la Solle où s'est produite la succession complète lande à *Calluna* et *Pteridium* -bétulaie-chênaie-hêtraie, où chaque espèce provoque une ombre plus importante que la précédente et l'élimine jusqu'à ce que se soit établi l'arbre le plus résistant à l'ombrage qui édifie un stade terminal ou climax. Dans les réserves de la Tillaie et du Gros-Fouteau, la succession chêne-hêtre, entamée à la fin du Moyen-Age, est proche d'être terminée, particulièrement à la Tillaie. On trouve actuellement dans d'anciennes grandes trouées du Gros-Fouteau la succession bouleau (+ pin) -chêne-hêtre (+ charme), cette dernière phase étant présente comme sous-étage des précédentes (LEMÉE, 1985). La succession noisetier-tilleul vers 4500 AP sur les sols assez fertiles pour l'établissement de ces deux essences fut également la conséquence de la compétition à l'avantage du second ; cette tillaie stable de l'âge du Bronze peut être considérée comme le climax de cette époque.

3 - l'intervention de l'homme enfin a été un facteur majeur des successions forestières dans le massif de Fontainebleau depuis le Néolithique : protection des peuplements de noisetiers contre les arbres, puis nouvelle extension du noisetier aux dépens de la tillaie par l'homme de Hallstadt et de la Tène ; enfin, au début des temps historiques, extension de la chênaie par protection contre le hêtre et le tilleul. Les incendies, qui ont établi des landes permanentes de surface croissante, ont contrôlé une succession cyclique de callunaie nue et à bouleaux qui s'est enrichie depuis le début du XIXème siècle d'un stade de pineraie constituant un nouveau, mais fragile maillon de la succession par suite de sa sensibilité aux feux. En l'absence de ces derniers, le chêne peut apparaître spontanément ou être planté.

Ainsi l'action du sylviculteur contrôle-t'elle à l'échelle séculaire le paysage du massif de Fontainebleau selon une mosaïque de quatre écocomplexes principaux : lande à Éricacées et bouleaux, pineraie, chênaie, hêtraie, la première reculant devant la pineraie, puis la pineraie devant la chênaie. Il convient d'y ajouter l'écocomplexe de pelouses, fourrés, « ourlets » et forêt de chêne pubescent, localisé aux pentes d'exposition sud sur le calcaire de Beauce, sur l'évolution duquel la présente étude n'apporte aucune information.

BIBLIOGRAPHIE

ALLAIN R., COMMEAU A & PICARD J F., 1978. — Etude des relations forêt cervidés en forêt domaniale d'Arc-en-Barrois (Haute-Marne). *Rev. for franç.*, 30 : 333-352.

ANDREW R., 1971. — Exine pattern in the pollen of British species of *Tilia*. *New Phytol* , 70 : 693-697.

ARGANT J., 1988. — *Analyses palynologiques de gisements quaternaires du bassin du Rhône* Thèse Univ. Lyon-I, Départ. Sci. de la Terre.

BAILLAUD G , 1961. — Un habitat du Bronze moyen en forêt de Fontainebleau : Marion des Roches. *Bull Soc. préhist. franç.*, 58 : 99-102.

BECK R., DUPUIS J. & SAUVAGE C , 1963. — Le cirque de la Patte à Nemours. Etude palynologique. *Mém. Soc. préhist franç.*, 6 : 179-184.

BRADSHAW R H W , 1981. — Quantitative reconstruction of local woodland and vegetation using pollen analysis from a small basin in Norfolk, England. *J. of Ecol.*, 69 ; 941-955.

CONNELL J.H. & SLATYER R.O., 1977. — Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *Amer Natur.*, 111 : 1119-1144.

DEROY M., 1914. — *Étude sur le régime de la forêt de Fontainebleau au Moyen-Age et jusqu'à la Révolution*. Thèse publiée dans les Annales de la Soc. hist. et archéol. du Gâtinais, 1930-1937

DESBORDES J.M., 1965. — Fontainebleau. *Group. archéol. Seine-et-Marne*, p. 202.

DOIGNEAU E., 1883. — *La station de Marion des Roches*. Confér. sur Nemours, 171-172

DOIGNON P., 1951. — Facteurs météorologiques conditionnant les incendies en forêt de Fontainebleau *Rev. for. franç*., 5 : 349-363.

DOIGNON P., 1989. — La végétation forestière avant l'histoire à Fontainebleau *Aux Amis de la forêt de Fontainebleau*, 1 : 12-14

DOMET P., 1873. — *Histoire de la forêt de Fontainebleau*. Hachette, Paris Laffitte reprints, Marseille 1979 : 404 p.

DRICOT E., 1961. Analyse pollinique d'un profil de sable à Averbode (Campine belge) *Agricultura*, 9 : 651-655.

ERDTMAN G., 1969. — *Handbook of Palynology. Morphology, Taxonomy, Ecology*. Munksgaard, Copenhagen.

FIRBAS F., 1949. — *Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen* vol. 1. Fischer, Iena.

GODWIN Sir H., 1975. — *History of the british flora*. 2nd ed., Cambridge Sci. Classics, 541 p

GUILLET G. & ROBIN A.M., 1972. — Interprétation de datations par le 14 C d'horizons Bh de deux podzols humo-ferrugineux, l'un formé sous callune, l'autre sous chêne hêtraie. *C.R. Acad. Sci*., 274 . 2859-2862

HAVINGA A.G., 1968. — Some remarks on the interpretation of a pollen diagram of a podzol profile. *Acta bot. neerl*., 71 : 1-4.

HEIM J., 1963. — Recherches sur les relations entre la végétation actuelle et le spectre pollinique récent dans les Ardennes belges. *Bull Soc. roy bot Belg*., 96 : 3-92

HINOUT J., 1964. — Gisements tardenoisiens de l'Aisne. *Gallia Prehist*., 7 : 65-106

HYDE H.A. & WILLIAMS D.A., 1945 — Pollen of lime (*Tilia* spp.) *Nature*, 3937 : 457

IVERSEN J., 1960 — Problems of the early Post glacial forest development in Danemark. *Danm. geol. Unders*., R IV, 4, n°3

JACQUIOT C., ROBIN A.M. & BEDENEAU M., 1973. — Reconstitution d'un ancien peuplement forestier en forêt de Fontainebleau par l'étude anatomique de charbons de bois et leur datation par le 14 C. *Bull. Soc. bot. Fr*., 120 : 231-233

JALUT G., 1966. — Analyse pollinique de la tourbière de Poigny *Pollen et Spores*, 8 : 123-133, planches hors-texte.

JONASSEN H., 1950. — Recent pollen sediments and Jutland heath diagrams. *Dansk Bot. Arkiv*., 13 : 1-137.

LEMÉE G., 1981. — Contribution à l'histoire des landes de la forêt de Fontainebleau d'après l'analyse pollinique des sols. *Bull. Soc. bot Fr*., 128 : 189-200.

LEMÉE G., 1983. — Érosions anciennes et actuelles sur les pentes de sable en forêt de Fontainebleau *Bull. Ecol*., 14 87-97

LEMÉE G., 1985. — Rôle des arbres intolérants à l'ombrage dans la dynamique d'une hêtraie naturelle (forêt de Fontainebleau). *Acta ecol., Œcol plant*., 6 (20) .3-20

MITTRE V., 1971. — Fossil pollen of *Tilia* from the east anglian Fenland. *New Phytol*., 70 : 693-697.

MÜLLER I., 1947. — Der Pollenanalytische Nachweis der Menschlichen Besiedlung im Federsee und Bodenseegebeit. *Arch Wiss Bot*., 35 70

MUNAULT A.V., DURIN L. & ÉVRARD J.C., 1968. — Recherches paléoécologiques et pédologiques en forêt d'Andigny (Aisne). *Bull. Soc. bot Nord Fr*., 31 : 105-133

OLDFIELD F., 1960. — Studies in the Post-glacial history of British vegetation : lowland Lonsdale. *New Phytol*., 59 : 192.

PIGOTT C.D. & HUNTLEY J.P., 1979 — Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* and the northern limits of its geographic range. II. History in north-western England. *New Phytol*., 84 : 145-164

PLANCHAIS N., 1966. — L'ossuaire néolithique d'Éteauville, commune de Lutz-en-Dunois (Eure-et-Loir). VII. Étude palynologique. *Soc. préhist. franç*., 633 636.

PLANCHAIS N., 1972. — Nouvelles fouilles sur le site tardenoisien de Montbani (Aisne). 1964-1968 II Analyses polliniques. *Bull. Soc. préhist. franc*., 69 : 526-532.

POHL F., 1937. — Die Pollenerzeugung des Windblütler. *Beih. z. bot Centralbl*., 56-A . 365-370.

ROBIN A.M., 1979. — *Genèse et évolution des sols podzolisés sur affleurements tabulaux du Bassin parisien*. Thèse Univ. Nancy, 173 p.

ROBLIN-JOUVE A. & GIRARD M., 1979 — La sépulture collective des Maillets, Germigny- l'Évêque (Seine-et-Marne). V. Le milieu *Gallia Prehist*., 22 : 201-204.

ROUX L., 1967. Videlles (Essonne). III. Analyse palynologique. *Bull Soc. préhist. franç*., 64 : 425-438

ROUX I., 1967. — Analyses polliniques *In* MUSSET C. & MORDANT C. : Les sépultures collectives de Marolles-sur-Seine (Seine-et-Marne). *Gallia Préhist*., 10 : 156-160

TANSLEY A.G., 1935. — The use and abuse of vegetational concepts and terms *Ecol*., 16 : 284-307

TENDRON G., 1983. — *La forêt de Fontainebleau. De l'écologie à la sylviculture*. Off. nat. des forêts, Fontainebleau, 95 p

TURNER J., 1962. — The *Tilia* decline : an anthropogenic interpretation. *New Phytol*., 61 : 328-345.

ZEIST W. van, 1959. — Studies on the Post boreal vegetational history of south eastern Drenthe (Netherlands). *Acta bot. neerl*., 8 : 156

Bull. Ecol., t. 21 (4) 1990 : 128-136

CONDITIONS DU MILIEU ET PHYTOPLANCTON DANS LE COURS INFÉRIEUR DE LA RIVIÈRE ORGE (DÉPARTEMENT DE L'ESSONNE, FRANCE) ET DANS TROIS BASSINS MONTÉS EN DERIVATION*

Josette SEVRIN-REYSSAC

Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum National d'Histoire naturelle 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05

MOTS CLÉS : Rivière - Bassins de dérivation - Phytoplancton - Conditions du milieu - Ile de-France.

KEY WORDS : River - Overflow pools - Phytoplankton - Environmental conditions - Paris area

RÉSUMÉ
(Travail original)

De février 1986 à octobre 1987, les conditions du milieu (oxygène dissous, pH, dureté, nitrites, nitrates) et l'abondance du phytoplancton (numération des cellules) ont été suivies dans le cours inférieur de l'Orge et dans trois bassins de dérivation utilisés comme déversoirs en période de crue. Les conditions du milieu en rivière sont défavorables au phytoplancton qui est relativement peu abondant (2000 cell ml-1) mais présente une grande richesse spécifique. Dans les bassins de dérivation, le nombre de cellules dépend du type de communication qui a été établi entre la rivière et ces bassins. Dans le cas où l'eau arrive avec une forte vélocité, il y a une remise en suspension du sédiment très défavorable aux algues (< 5000 cell-ml-1) de sorte que les éléments nutritifs sont peu mobilisés Des conditions de stabilité, avec une arrivée périodique d'eaux chargées de substances nutritives, permet un développement de Diatomées et de Chlorococcales (> 20 000 cell ml-1). Ces algues peuvent alors plus facilement que dans la rivière utiliser les éléments nutritifs, de sorte qu'elles contribuent à épurer le milieu. La plus importante prolifération phytoplanctonique s'est produite pendant l'hiver 1986-1987, à la faveur d'une arrivée accidentelle de substances nutritives sous forme d'effluents urbains

SUMMARY
(Original scientific paper)

ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND PHYTOPLANKTON IN THE ORGE RIVER AND IN THREE OVERFLOW POOLS (ESSONNE, FRANCE).
From February 1986 to October 1987, dissolved oxygen, pH, turbidity, nitrogen and phytoplankton were measured in the Orge River, a tributary of the Seine River and in three flood-plain pools used as overflow systems during floods. Water conditions in the river are unfavourable to phytoplankton which is very rich in species but scarce (2000 cells ml-1). Abundance of the cells in the pools depends on the type of communication established between the pools and the river. When the water arrives with a strong velocity, the current causes a very important increase of turbidity which inhibits phytoplankton development (< 5000 cells ml-1) and consequently the capability of recycling of the pool. Stagnacy of water is more favourable to phytoplankton growth (> 20 000 cells ml-1) which is followed by a very rapid exhaustion of nutrients coming in from the river The more important phytoplankton bloom appeared during the Winter of 1986-1987 following the overflow of a city sewage pipeline.

INTRODUCTION

L'évolution de la qualité de l'eau d'une rivière pendant son temps de rétention dans un bassin a déjà été étudiée dans l'Oise qui appartient, comme l'Orge, au bassin versant de la Seine (DESSERY, 1982, DESSERY *et al.*, 1983). Ces auteurs ont montré que la sédimentation est le processus le plus important qui affecte la qualité de l'eau en assurant notamment l'élimination des matières en suspension, du carbone organique particulaire et des bactéries qui y sont associées.

Dans le présent travail, l'attention s'est surtout portée sur l'évolution du phytoplancton dans trois bassins montés en dérivation sur la rivière Orge et sur un de ses affluents, la Rémarde, en fonction du type de relation qui a été établi entre ces bassins et la rivière qui les alimente en eau. La composition spécifique du phytoplancton et l'importance de sa biomasse dans un milieu dépendent en premier lieu des apports en éléments nutritifs mais aussi de certaines caractéristiques physiques de ce milieu (profondeur, turbulence). Outre le volume des apports de la rivière dans les bassins, le mode de communication entre ces deux milieux doit être très largement pris en compte pour expliquer les variations des populations phytoplanctoniques dans les bassins.

Manuscrit reçu le 25 janvier 1990, version révisée acceptée le 10 avril 1990.

PRÉSENTATION DES MILIEUX

L'ORGE ET LA RÉMARDE

Le réseau hydrographique de l'Orge comporte plus de 400 cours d'eau dont 81 affluents directs. Les zones ouest et sud du bassin versant ont un caractère rural (agriculture, pâturages, surfaces boisées) alors que la partie est est totalement urbanisée.

L'Orge et son principal affluent, la Rémarde, ont un débit très irrégulier (TAB. I). Les crues se situent généralement de novembre à mai ; la période d'étiage s'étendant d'avril à octobre.

Pendant l'été, de fortes précipitations orageuses peuvent cependant entraîner des crues violentes et brèves, le débit pouvant alors dépasser 20 m³ sec-1 dans l'Orge et 5 m³ sec-1 dans la Rémarde (TAB. I).

D'après les mesures pratiquées par l'Agence de Bassin « Seine-Normandie », la zone aval de l'Orge fait partie des 10 % des sites du bassin Seine Normandie les plus pollués par le plomb et le cuivre. Aux apports des industries polluantes (139 installées sur le bassin versant), s'ajoutent les rejets domestiques et urbains qui, toujours selon l'agence de Bassin, entraîneraient une dégradation des eaux de l'Orge à partir de l'agglomération de Dourdan (présence de NH^{4+} et de PO^{43-}).

TABLEAU I. — Caractéristiques de l'Orge et de la Rémarde.
Characteristics of the Orge River and of its tributary, the Rémarde.

Rivière	longueur (km)	superficie drainée (km²)	débit moyen annuel (m³ sec⁻¹)	débit en période de crue (m³ sec⁻¹)	debit en période d'étiage (m³ sec⁻¹)
ORGE	50	922	3,7	20-26	1,4
RÉMARDE	369	150	0,61	5	1,1

Dans la Rémarde, la qualité des eaux se dégrade surtout à partir d'Arpajon avec l'arrivée d'affluents très pollués (Sallemouille, Blutin, Mort Ru) et l'augmentation de l'urbanisation.

Aux pollutions chroniques dues à des défectuosités ou des insuffisances des réseaux d'eaux usées ainsi qu'à des arrivées d'eaux de ruissellement ayant lessivé des terres agri

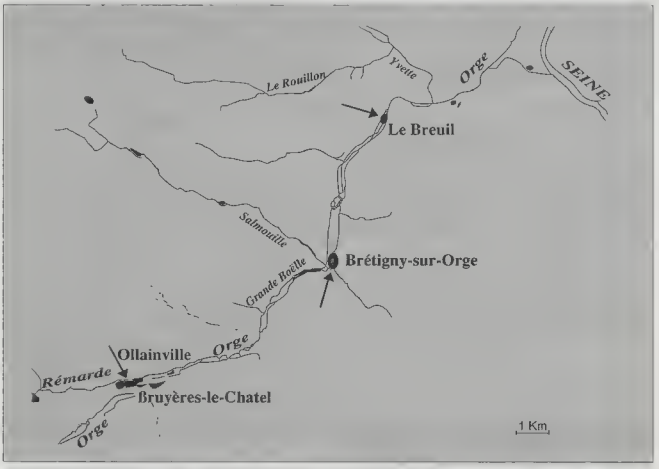


FIG. 1. — Le cours inférieur de l'Orge et les trois bassins de dérivation étudiés. Les points de prélèvements sont indiqués par une flèche

The low Orge River and the three studied overflow pools (arrows).

coles traitées, s'ajoutent des pollutions accidentelles dont celle survenue le 20 avril 1985 à Ollainville (Fig. 1). Elle était imputable à la rupture d'un pipeline de pétrole brut (ANONYME, 1988). Les effets néfastes sur le milieu ont cependant été limités dans le temps grâce à de rapides interventions (mise de barrages flottants, pompages, utilisation de bactéries spécifiques de la dégradation des hydrocarbures).

Une autre pollution accidentelle survenue en décembre 1986, c'est-à-dire pendant la période étudiée, avait pour origine une erreur d'orientation au niveau des collecteurs d'eaux usées. Elle a provoqué le déversement dans l'Yerres et l'Orge d'eaux usées correspondant à 350 000 habitants (ANONYME, 1988).

Selon l'Agence de Bassin Seine-Normandie, l'ensemble des cours d'eau du bassin de l'Orge est classé en deuxième catégorie du point de vue piscicole.

LES BASSINS DE DÉRIVATION

Il s'agit d'anciennes carrières utilisées comme déversoirs de l'Orge et de la Rémarde en période de crue (Fig. 1). L'eau y parvient depuis la rivière grâce à l'ouverture de vannes mais aussi par infiltration depuis la rivière et la nappe phréatique.

Ces bassins sont gérés en vue d'une pêche de loisirs. Ils ne sont pas complètement vidangeables.

BASSIN DU BREUIL

A l'encontre des deux autres bassins étudiés, celui du Breuil est en communication constante avec l'Orge. L'eau y arrive avec une grande vélocité en raison de la présence d'un barrage situé à quelques mètres seulement en amont de son point de pénétration. Ce barrage détermine une cascade haute de 1 mètre environ qui provoque une forte turbulence et la remise en suspension d'une grande quantité de particules sédimentées.

La profondeur, relativement importante (Tab. II) et l'abondance du seston, ne favorisent pas le développement des macrophytes dont les racines sont fixées dans la vase (nénuphars, renoncules, élodées). En revanche, pendant l'été, la quasi totalité de la superficie de ce bassin a été recouverte de lentilles d'eau.

Tableau II. Caractéristiques des bassins de dérivation.

Characteristics of the overflow pools

Bassin	Superficie	Profondeur	Capacité maximale en eau	Provenance de l'eau
LE BREUIL	1 ha	1,5 à 3 m	25 000 m³	Orge
BRETIGNY	3 ha	1 à 5 m	200 000 m³	Orge
BRUYERES	7 ha	1 m	1 200 000 m³	Rémarde

BASSIN DE BRÉTIGNY-SUR-ORGE (LIEU-DIT CAROUGE)

Ce bassin se différencie du précédent non seulement par sa plus grande superficie (Tab. II) mais aussi par le caractère stagnant des eaux. L'ouverture des vannes permettant le déversement des eaux de l'Orge est en effet réalisée uniquement en période de crue.

Il n'a pas été observé de développement de macrophytes (nénuphars) ni de lentilles d'eau.

BASSIN DE BRUYÈRES LE CHATEL

Largement utilisé pour la pêche de loisirs, ce plan d'eau est peu profond sur la plus grande partie de sa superficie (Tab. II). Bien qu'il serve de déversoir à la Rémarde lors des crues, il n'est pas en relation directe avec cette rivière. L'eau lui parvient après avoir transité par un autre bassin de superficie moindre. Celui-ci est en communication permanente avec le bassin principal par une excavation large de quelques mètres.

Les eaux sont très stagnantes. La faible profondeur, l'absence de turbulence, la transparence de l'eau sont favorables au développement des grands végétaux aquatiques qui ont envahi une grande partie du bassin pendant la belle saison.

MÉTHODES

La température et l'oxygène dissous ont été mesurés à l'aide d'un oxythermomètre Ponselle ; le pH à l'aide d'un phmètre de la même marque. La transparence a été estimée au disque de Secchi. De février 1986 à mars 1987, les formes minérales de l'azote (NH_4^+, NO_2^-, NO_3) et la teneur en oxyde de calcium (CaO) ont été analysées avec le coffret de terrain Merck. A partir du mois d'avril 1987, les éléments azotés ont été dosés au laboratoire d'hydrologie et de climatologie de l'Université Paris VI. Les résultats obtenus au laboratoire et à l'aide du coffret Merck montrent assez peu de différences en ce qui concerne l'ammonium et les nitrites mais lorsque les concentrations en nitrates sont inférieures à 5 mg l-1, le réactif Merck permet seulement une appréciation en présence/absence. Les échantillons d'eau destinés aux analyses chimiques et aux numérations de cellules phytoplanctoniques (méthode d'Utermöhl) ont été prélevés en surface, à l'aide d'un seau. Pour pouvoir apprécier le degré d'homogénéité de chaque bassin, une série de récoltes en surface et au fond (utilisation d'une bouteille hydrologique) a été effectuée à deux reprises, dans chaque bassin. Dans les deux rivières, les observations ont eu lieu à la hauteur des trois bassins (Fig. 1).

RÉSULTATS

CARACTÉRISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES DES RIVIÈRES ET DES BASSINS

Rivières

Orge et Rémarde

Pendant l'hiver, les mesures de l'oxygène dissous font apparaître une saturation dès le matin, les variations étant assez faibles au cours de la journée. En été, à la faveur du développement des macrophytes benthiques, l'amplitude des variations augmente au cours du cycle nycthéméral. La sous-saturation peut durer jusqu'à la mi-journée. Il y a ensuite saturation, les mesures pratiquées vers 17 h montrant même une légère sursaturation.

Le pH est très stable au cours de la journée car les eaux sont très riches en calcium. La teneur en CaO aux trois stations est, en effet, généralement supérieure à 150 mg l-1 (TAB. III).

Les teneurs en azote ammoniacal ont été le plus souvent inférieures à 1 mg l-1 avec cependant une forte augmentation le 26 avril 1986 particulièrement aux deux stations les plus en aval (jusqu'à 10 mg l-1). Il n'a pas été possible de savoir quel type d'activité (industrielle, agricole ou domestique) était à l'origine de cette élévation.

Les teneurs en NO_2 sont voisines de 0,5 mg l-1 et atteignent rarement 1 mg l-1. Les valeurs moyennes pour l'ensemble de la période étudiée ont été : 0,38 et 0,26 mg l-1 dans l'Orge au niveau des bassins du Breuil et de Bretigny-sur-Orge, 0,26 mg l-1 dans la Rémarde au niveau de Bruyères le Châtel. Cette homogénéité spatiale s'accompagne aussi de très faibles variations au cours de l'année

Les formes ammoniacales et nitreuses de l'azote sont donc en très faible quantité, ce qui s'explique vraisemblablement par une bonne oxygénation du milieu qui permet une transformation des éléments azotés jusqu'au stade nitrates. On sait en effet que ces processus font intervenir des bactéries dont l'activité nécessite de fortes consommations d'oxygène. La minéralisation de l'azote est aussi favorisée par l'alcalinité élevée des eaux. Cette particularité est bien connue en pisciculture d'étang ; l'alcalinité du milieu étant augmentée par des épandages de chaux (SCHAPERCLAUS, 1962 ; BACHASSON, 1987).

Les nitrates étaient présents dans toutes les analyses. Les amplitudes des variations sont peu importantes tant à l'échelle de la journée (4 à 5 mg l-1) qu'à l'échelle annuelle (2,4 à 5,3 mg l-1). Pour l'ensemble des prélèvements, les valeurs moyennes ont été inférieures à 5 mg l-1 (TAB. III).

Il n'a pas été possible de mesurer la transparence au disque de Secchi en raison du courant. En période de pluies, la turbidité devenait très importante. Le fond n'était plus visible comme c'était le cas par beau temps.

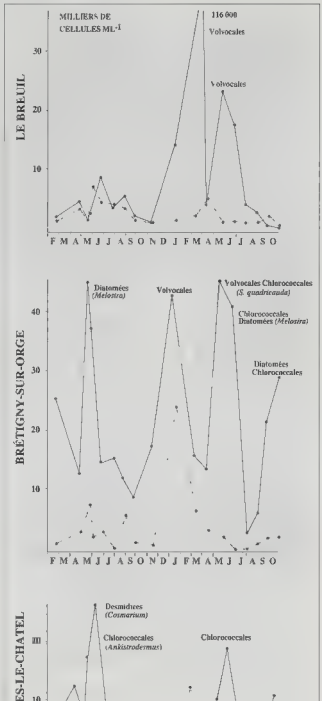


FIG. 2. — Variations du nombre de cellules phytoplanctoniques de février 1986 à octobre 1987 dans les trois bassins de dérivation (trait continu) et dans la rivière adjacente (pointillés).
Number variations of the phytoplanktonic cells (February 1986 - October, 1987) in the three overflow pools (•) and in the rivers (◦)

TABLEAU III. — Caractéristiques physico-chimiques des rivières et des bassins ($NH4^+$, NO_2-, N03 et CaO en mg l-1, transparence en centimètres).
Physical and chemical characteristics of rivers and pools.

	Le Breuil bassin Orge		Bretigny bassin Orge		Bruyères bassin Rémarde	
$NH4^+$	< 0,5	< 1	< 0,5	< 1	rarement décelables	< 1
NO_2	< 0,5	< 0,5	< 0,05	< 0,5	< 0,05	< 0,5
NO_3	4-4,5	4,5	rarement décelables	3,3	< 1,5	3,6
CaO	> 150	> 150	> 200	> 150	130-140	> 150
pH	7,5-8	7	8	7	7,5-8	7
Transparence	60-65		30-40		50-60	

Bassins de dérivation

Le Breuil

Le courant restant relativement fort dans ce bassin, le temps de résidence de l'eau est faible. Ces conditions sont peu propice à la formation d'une stratification verticale. Les mesures effectuées en juillet 1986 montrent en effet que la couche d'eau est assez homogène sur le plan des températures et de la concentration en oxygène : la différence entre la surface et le fond n'a pas dépassé 0,5°C.

En hiver, il y a une légère sursaturation en fin de matinée alors qu'en été et au printemps on observe au même moment de la journée, une sous-saturation comprise entre 50 et 80 % ; celle-ci étant vraisemblablement imputable à la faible quantité de végétaux susceptibles d'oxygéner le milieu (phytoplancton et macrophytes à photosynthèse sub-aquatique).

Les caractéristiques chimiques de l'eau sont très semblables à celles de l'Orge : teneurs en $NH4^+$ et $N0_2$- voisines ou inférieures à 0,5 mg l-1. Pour les nitrates, la différence avec la rivière est très faible (SEVRIN-REYSSAC, 1989 [8]).

Les eaux sont riches en calcium (TAB. III). La teneur maximale a été de 180 mg l-1. Le pH est très nettement alcalin ; il peut atteindre 9.

La profondeur de disparition du disque de Secchi est restée voisine de 60 cm.

Brétigny-sur-Orge

Les mesures d'oxygène effectuées à la mi-journée révèlent des conditions de saturation allant jusqu'à une légère sursaturation. Même en été, les conditions d'oxygénation en fin de matinée montrent des taux de saturation de 80 à 85 % en surface. La stagnation des eaux et la profondeur relativement importante de ce bassin expliquent l'apparition d'une stratification de la température et de l'oxygène en été par temps chaud et calme. Ce fut le cas en juin 1986 où les écarts thermiques entre la surface et le fond ont atteint 3°C. La stratification de l'oxygène était aussi bien accentuée. Alors que la sursaturation était générale en surface (teneurs de 10 à 11 mg l-1), la concentration n'était plus que de 1 à 2 mg l-1 au fond où on trouvait des teneurs assez élevées en $NH4^+$ (30 mg l-1). Quelques mortalités de poissons ont été constatées au cours de l'été 1986, mais d'après les informations fournies par le Syndicat intercommunal de la vallée de l'Orge, des mortalités beaucoup plus importantes peuvent se produire. Cette situation de stratification peut être éphémère et disparaître en période de vent ; situation observée à la faveur d'autres mesures réalisées en juin 1987. Il y avait alors saturation à légère sursaturation dans toute la couche d'eau et la différence de température entre la surface et le fond ne dépassait pas 0,5°C.

Dans le bassin de Bretigny, les eaux sont particulièrement riches en calcium. La plupart des valeurs sont supérieures à 200 mg l-1 de CaO. Le pH est généralement égal à 8 (Tab. III).

Les teneurs en $NH4^+$ sont inférieures à 0,5 mg l-1 si on excepte celles trouvées à proximité du sédiment en juin 1986 qui avaient vraisemblablement pour origine de très mauvaises conditions d'oxygénation.

Les teneurs en $N0_2$- sont nettement plus faibles que dans le bassin du Breuil : (TAB. III). Une seule récolte, en juin 1987, contenait 0,11 mg l-1.

Les nitrates ont souvent eu des taux trop faibles pour être décelables. Un maximum de 2,35 mg l-1 est cependant apparu le 2 avril 1987. Pour l'ensemble des récoltes, les nitrates ont été 6 fois moins abondants dans ce bassin que dans la rivière adjacente (SEVRIN-REYSSAC, 1989 a).

Bruyères le Châtel

La transparence est plus importante en raison d'un seston très peu abondant (TAB. III).

Le pH est, ici encore, nettement alcalin. La dureté est plus faible que dans le bassin précédent mais les eaux restent cependant très chargées en calcium (TAB. III) avec parfois des valeurs en Cao de 160 à180 mg l-1.

Les concentrations en $NH4^+$ sont souvent trop faibles pour être décelables. Les valeurs mesurées sont de 0,01 à 0,07 mg l-1.

Les teneurs en nitrites et nitrates sont également très basses (TAB. III).

Les mesures de l'oxygène effectuées au début de l'après midi montrent en général une sursaturation à partir de 13 h (120 à 140 %) pendant l'été, cette sursaturation pouvant atteindre 160 % vers 17 h. Cette teneur élevée est plus imputable aux végétaux supérieurs qu'aux algues planctoniques. En hiver, les mesures montrent des concentrations proches de la saturation.

Les mesures de la température et de l'oxygène dissous réalisées en surface et au fond en plusieurs stations ont révélé une homogénéité de la couche d'eau. La stratification est vraisemblablement peu favorisée dans ce bassin tout au long de l'année en raison de la faible profondeur.

ÉVOLUTION COMPARÉE DU PHYTOPLANCTON DANS LES RIVIÈRES ET LES BASSINS AU COURS D'UN CYCLE ANNUEL

Rivières

Comme cela s'observe généralement dans les rivières peu profondes telles que l'Orge et la Remarde (0,5 à 1 m), les conditions sont défavorables au développement des algues planctoniques. Les populations sont pauvres numériquement (FIG. 2) mais assez riches en espèces. L'agitation turbulente met en suspension des particules détritiques du fond, des algues phytoplanctoniques sédimentées ou des espèces benthiques. Le phytoplancton reste pauvre toute l'année (2000 cell ml-1 environ)et comprend essentiellement des Diatomées pennées (FIG. 3). Un important développement de Volvocales a été observé cependant, surtout à proximité du bassin de Bretigny-sur-Orge, au cours de l'hiver 1986 à la suite du déversement d'eaux usées survenu en décembre 1986 (FIG. 2). Le nombre de cellules a atteint 25 600 ml 1-1, la population comportant 96,8 % de Volvocales.

Bassins

Dans le bassin du Breuil, le phytoplancton est pauvre dans la quasi totalité des prélèvements : moins de 5000 cell ml 1-1 (FIG. 2). Il n'apparaît pas un cycle saisonnier très net comme on en observe généralement en pays tempéré avec un minimum hivernal et un développement printanier qui peut se prolonger au cours de l'été et de l'automne. Les poussées printanières sont peu marquées, surtout en 1986. La plus importante a eu lieu en hiver (FIG. 2). Elle est consécutive à l'arrivée d'eaux usées (voir plus haut) qui a favorisé la prolifération de Volvocales, algues vertes mixotrophes. La production phytoplanctonique est alors le fait de ce seul groupe (> 90 % du phytoplancton). Ce plancton à Volvocales traduit un milieu fortement eutrophisé (ANGELI, 1980). Comme bon nombre d'espèces algales communes aux eaux polluées, les Volvocales sont capables d'avoir une croissance aussi rapide à l'obscurité qu'à la lumière (DROOP, 1974). Les conditions d'éclairement hivernales ne sont pas un obstacle à leur multiplication comme l'ont montré des essais de fertilisation organique en milieu piscicole (ZIMMERMANN *et al.*, 1989). Toutefois, la différence considérable qui sépare cette valeur de celles obtenues généralement dans ce bassin doit être quelque peu atténuée par le fait que les cellules qui se développent en masse ont une

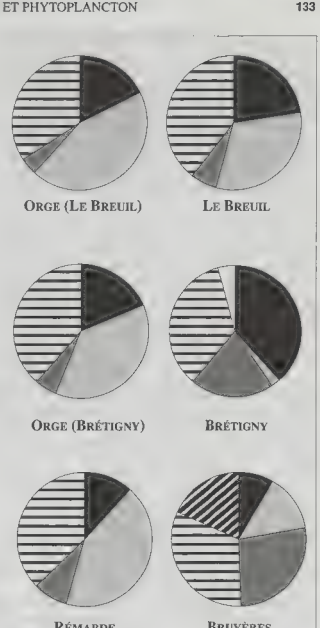


FIG. 3. — Abondance relative des principaux groupes phytoplanctoniques dans les trois bassins de dérivation et dans la rivière adjacente (moyennes calculées à partir de l'ensemble des récoltes effectuées à chaque station).

Relative abundances of the main phytoplanktonic groups in the rivers and in the overflow pools (mean values calculated from all the samples collected in each station).

taille très réduite. Hormis cette poussée hivernale accidentelle, le bassin du Breuil est caractérisé par un phytoplancton dont l'abondance est du même ordre de grandeur que dans la rivière (Fig. 2). Le temps de stagnation de l'eau y est trop court pour que les particules détritiques mises en suspension au niveau du barrage puissent sédimenter. Le milieu est très chargé en seston ce qui crée des conditions très défavorables aux algues phytoplanctoniques. Comme le montrent Cairns *et al.* (1972), les particules inorganiques en suspension exercent des actions abrasives sur les cellules ou, s'accolant à elles, entraînent leur sédimentation. Elles forment, de plus, un obstacle à la pénétration de la lumière et ont donc une action préjudiciable sur la photosynthèse. L'effet inhibiteur d'une forte turbidité sur le développement des algues vertes a été souligné à plusieurs reprises par Sevrin-Reyssac, 1989b ; Sevrin-Reyssac *et al*, 1989 dans les étangs de pisciculture. Lors de fortes pluies entraînant une augmentation importante de la turbidité dans des milieux piscicoles, Boyd (1979) souligne la non efficacité des apports fertilisants sur le phytoplancton.

Les prélèvements effectués en surface et au fond à trois stations (été 1986) montrent une grande homogénéité sur le plan quantitatif et qualitatif, ce qui ne peut surprendre compte tenu de l'agitation à laquelle ce plan d'eau est soumis. Les concentrations en surface ont été de 2000 à 3000 cellules ml-1, la différence quantitative entre la surface et le fond étant négligeable.

Sur le plan qualitatif, le phytoplancton est caractérisé par une forte proportion de Diatomées, notamment de formes pennées dont certaines, benthiques, sont remises en suspension avec le sédiment. Les Diatomées centrales sont représentées par les genres *Stephanodiscus, Melosira, Cyclotella*. Les algues vertes du groupe des Chlorococcales (genres *Scenedesmus, Ankistrodesmus, Pediastrum*) sont en faible proportion (Fig. 3).

Dans le bassin du Breuil, le phytoplancton est très semblable à celui de la rivière qualitativement et quantitativement. La remise en suspension du sédiment à proximité du point d'arrivée de l'eau semble être la principale raison de sa pauvreté. Dans son état actuel, ce bassin ne favorise pas les processus d'auto-épuration

Dans le bassin de Bretigny-sur-Orge, l'abondance du phytoplancton dépend surtout des apports de la rivière lorsque la communication est établie en période de crue. Les algues planctoniques trouvent ici une stabilité leur permettant d'exploiter les sels nutritifs qui y parviennent. Outre les poussées printanières, bien nettes en 1986 et 1987, les blooms apparaissent aussi en hiver. Ce fut le cas en février 1986 (26 200 cellules ml-1), en janvier et en mars 1987 avec respectivement 44 000 et 36 700 cellules ml-1 (Fig. 2). De novembre à mars, les valeurs obtenues ont été en moyenne de 31 200 cellules ml-1 pour l'ensemble de la période étudiée (ouverture des vannes plus fréquente pendant la mauvaise saison, donc apports de la rivière plus importants). A l'encontre de ce que l'on observe très généralement dans les eaux douces tempérées, le phytoplancton estival a été, en moyenne, moins abondant que pendant l'hiver (Fig. 2). Dans les récoltes effectuées de juin à septembre, le nombre moyen de cellules a été de 13 600 ml-1 en 1986 et de 18 700 ml-1 en 1987.

Les prélèvements effectués en surface et au fond pendant l'été 1986 montrent peu de différences qualitatives entre les 4 stations (phytoplancton à *Cyclotella* et *Scenedesmus*) mais une certaine hétérogénéité quantitative. En surface, la station la plus proche du point d'arrivée de l'eau a été la plus riche : près de 30 000 cellules ml-1, alors que les effectifs aux trois autres stations étaient voisins de 10 000 cellules. La transparence est d'ailleurs un peu plus faible à cette première station : 40 cm au lieu de 45 cm aux autres. Au fond, le nombre de cellules a été un peu plus abondant mais certaines d'entre elles (sédimentées depuis la surface) étaient mortes (*Pediastrum, Scenedesmus, Cyclotella*).

Les algues qui se développent en hiver sont des Diatomées du genre *Cyclotella* dont le caractère saprophile est connu (Angeli, 1980) mais surtout des Volvocales. Lors de la pollution survenue au cours de l'hiver 1986-1987, ces dernières ont représenté 95 à 96 % du phytoplancton dans ce bassin. L'abondance des Ciliés qui atteignaient alors 128 individus ml-1 est aussi révélatrice d'une forte charge en matières organiques. Pendant l'été, les algues bénéficiaires des apports fertilisants sont principalement des Chlorococcales qui sont d'ailleurs bien représentées tout au long de l'année (Fig. 3). Les espèces dominantes sont celles qu'on rencontre habituellement dans des milieux riches en éléments nutritifs et notamment en aval des effluents d'égouts (Angeli, 1980) : genres *Scenedesmus, Ankistrodesmus, Pediastrum, Caelastrum*). Ce bassin est aussi riche en petites Diatomées caractéristiques des eaux polluées (genres *Melosira, Cyclotella, Stephanodiscus*) et en Euglénien (*Phacus, Euglena, Trachelomonas*), organismes présentant aussi une affinité pour les eaux riches en composés organiques qu'ils peuvent utiliser comme source d'azote (Angeli, 1980).

Bien que le phytoplancton soit ici beaucoup plus abondant que dans le bassin du Breuil (Fig 2), son développement reste modéré, comme le montrent d'ailleurs les mesures au disque de Secchi (Tab. III). Il faut aussi souligner que les Cyanobactéries (genres *Oscillatoria, Merispomedia*) ont été très rares (Fig. 3).

Dans les milieux piscicoles, on considère qu'une transparence comme celle observée dans le bassin de Bretigny reflète une quantité de plancton satisfaisante, une transparence inférieure à 30 cm, et surtout à 25 cm, traduisant une trop forte eutrophisation (Billard & Marie, 1980).

Le caractère stagnant des eaux permet un bon recyclage des éléments nutritifs par le phytoplancton mais, en raison de la profondeur relativement importante, une

couche anoxique peut se former au fond lorsque les conditions climatiques sont favorables, et ceci même si le phytoplancton ne se développe pas en masse dans la couche de surface (10 000 à 30 000 cellules ml-1).

Dans le bassin de Bruyères le Châtel, le phytoplancton est généralement pauvre quantitativement, même au cours des poussées printanières qui sont peu accentuées (FIG. 2). Il est alors moins diversifié et comprend surtout des Desmidiées (*Cosmarium phaseolus*) et des Chlorococcales (*Ankistrodesmus*) en juin 1986 alors qu'en juin 1987, ce sont les Chlorococcales avec un plus grand nombre d'espèces qui forment l'essentiel de la biomasse (FIG. 2). Hormis ces poussées, on trouve moins de 10 000 cellules ml-1 et une forte diversité spécifique. Il s'agit surtout d'espèces caractéristiques de milieux à tendance oligotrophe : Chrysophycées (*Keyphyrion, Dinobryon, Chrysococcus*), Pour l'ensemble des collectes, elles ont représenté 18 % du phytoplancton (FIG. 3), leur proportion dépassant parfois 50 %. On note aussi la présence de Dinophycées (*Protoperidinium sp., Ceratium hirundinella*) et de Desmidiées (*Staurastrum, Cosmarium*) caractéristiques aussi de milieux oligotrophes. La plupart des espèces appartenant à ces genres sont des autoauxotrophes (phototrophes obligatoires) qui sont défavorisées par les pollutions organiques et physiques. Assez communes dans les eaux de bonne qualité, elles sont les premières touchées par la pollution (ANGELI, 1980). Les Chlorococcales dont l'affinité pour les milieux eutrophes a déjà été soulignée, sont ici peu abondantes dans la grande majorité des récoltes (FIG. 3).

L'inventaire des prélèvements réalisés en surface et au fond montre une homogénéité quantitative : de 14 000 à 19 000 cellules ml-1 en surface et de 14 000 à 15 000 cellules ml-1 au fond. Cette homogénéité qui se retrouve aussi sur le plan qualitatif est assez habituelle dans les plans d'eau peu profonds. De plus, ces prélèvements ont été réalisés au cours d'une période de vent assez fort, ce qui a contribué à homogénéiser la couche d'eau.

Le phytoplancton n'a présenté aucun développement hivernal lors de l'arrivée des eaux usées. En revanche, les eaux de la Rémarde étaient alors le siège d'une intense multiplication de Volvocales

L'oligotrophie du bassin de Bruyères le Châtel est due au fait que les eaux de la rivière, avant de l'atteindre, transitent par un autre plan d'eau dans lequel les éléments nutritifs sont mobilisés par les algues phytoplanctoniques.

DISCUSSION

Dans l'Orge et la Rémarde, la faible profondeur et la turbulence rendent le milieu peu propice au développement du phytoplancton. La plus grande partie des algues récoltées en pleine eau sont d'ailleurs des Diatomées benthiques remises en suspension par le courant. Ce ne sont pas, par conséquent, les algues planctoniques qui sont les principales consommatrices des éléments azotés provenant des différentes sources de pollution présentes sur le bassin versant et qui parviennent dans les rivières soit directement, soit avec les eaux de ruissellement. Interviennent vraisemblablement dans ce processus les plantes nitrophiles des berges dont la présence est significative de l'importance des activités humaines (Anonyme, 1988) ainsi que les macrophytes aquatiques qui sont très abondants dans certaines zones

Les conditions physico-chimiques et le développement du phytoplancton dans les trois bassins montés en dérivation sur l'Orge et la Rémarde dépendent essentiellement des interventions humaines, c'est-à-dire du type de communication établi entre ces bassins et la rivière et de la charge de celle-ci en éléments nutritifs. Si l'arrivée de l'eau se fait d'une façon turbulente, il en résulte une assez forte turbidité défavorable au phytoplancton et les éléments nutritifs venant de la rivière sont peu mobilisés (bassin du Breuil). Dans ce cas, comme dans les rivières, une grande partie des algues trouvées en pleine eau appartient à la flore benthique que l'agitation met en suspension. Si les eaux sont calmes et reçoivent périodiquement des éléments nutritifs, les conditions deviennent favorables aux algues planctoniques (Chlorococcales, petites Diatomées) qui mobilisent les substances nutritives (bassin de Brétigny-sur-Orge). Enfin, une oligotrophie apparaît si l'eau de la rivière transite par un autre plan d'eau avant d'arriver dans le bassin considéré (bassin de Bruyères le Châtel). Les espèces caractéristiques de ce type de milieu (Desmidiées, Dinoflagellés) sont bien représentées. Le volume des apports de la rivière et leur charge en éléments nutritifs sont difficilement prévisibles : le volume de ces apports dépend de l'importance des précipitations, les teneurs en éléments nutritifs sont liées à de multiples facteurs (activités agricoles, domestiques, industrielles, pollutions accidentelles). Il faut souligner que les proliférations algales peuvent aussi avoir lieu en hiver, saison marquée généralement par un fort déclin du phytoplancton. Pour les espèces mixotrophes qui se développent alors, les conditions d'éclairement et de température apparaissent secondaires par rapport aux apports nutritifs dont elles bénéficient. Enfin, on peut noter dans tous les bassins la rareté des Cyanobactéries, algues bleues caractéristiques de milieux très eutrophisés et souvent génératrices de nuisances (SCHWIMMER & SCHWIMMER, 1964). Les algues qui se sont multipliées ont été des espèces de petites taille (algues vertes et brunes) considérées comme des éléments de bonne qualité dans le réseau trophique qui conduit aux poissons (CHAMP & POURRIOT, 1977 ; BALVAY, 1980).

CONCLUSION

Les bassins montés en dérivation sur l'Orge et la Rémarde jouent un rôle très important en tant que régulateurs du débit des rivières mais ils permettent aussi, en l'absence d'une agitation turbulente, une amélioration de la qualité de l'eau. L'abondance et la composition du phytoplancton reflètent le degré trophique du milieu, celui-ci dépendant des apports de la rivière et du mode d'arrivée de l'eau. Ces résultats confirment la possibilité qu'ont les espèces mixotrophes d'avoir un développement florissant en hiver et le rôle inhibiteur sur le phytoplancton d'une forte turbidité due à une vélocité élevée.

BIBLIOGRAPHIE

ANGELI, N., 1980. — Interactions entre la qualité de l'eau et les éléments de son plancton. *In : La pollution des eaux continentales Incidences sur les biocénoses aquatiques*. Gauthier-Villars ed., Paris : 97-146.

ANONYME, 1988. — Suivi de l'Orge après pollution par du pétrole brut et traitement biologique. BECA-Environnement (Bureau d'Études, de Conseil et d'Animation en Environnement) (doc. ronéo) : 93p.

BACHASSON, B , 1987. - *Mise en valeur des étangs*. IFOTERM, Lycée agricole de Poissy : 169p.

BALVAY, G., 1980. — Fonctionnement et contrôle du réseau trophique en étang. *In* R. BILLARD. *La pisciculture en étang*. INRA, Arbonne la Forêt : 47-79.

BILLARD, R , & MARIE, D., 1980. — La qualité des eaux de l'étang de pisciculture et son contrôle. *In* : R. BILLARD. *La pisciculture en étang*. INRA, Arbonne la Forêt : 101-127.

BOYD, C.E , 1979. - *Water quality in warmwater fish ponds*. Auburn. Univ Agricult. Exp. Sta. U.S.A : 359p

CAIRNS, J., LANZA, G R., & PARKER, B.C., 1972. — Pollution related structural and functional changes in aquatic communities with emphasis on fresh water Algae and Protozoa *Proceed. Acad Nat Sci. Phi.*, 124 : 92-127.

CHAMP, P., & POURRIOT, R., 1977. — L'alimentation des Cladocères planctoniques dulçaquicoles. *Ann biol.*, 16 : 317-342.

DESSERY, S., 1982. — *Modifications des caractéristiques physico-chimiques et biologiques de l'Oise lors de sa rétention dans le bassin de Méry*. Thèse Doc. 3ème cycle n° 82 21, Univ. Paris VI : 143p

DESSERY, S., MEYBECK, M., CAVELIER, C., & CAILLIROTTE, M , 1983.— Influence sur la qualité de l'eau d'une courte rétention dans un bassin déstratifié : Méry-sur-Oise. *Sciences de l'eau*, 2 : 239-253.

DROOP, M.R., 1974. — Heterotrophy of carbon. *In* : *Algal physiology and biochemistry*. W.D.P. Stewart, Univ. California Press, Berkeley et Los Angeles : 530-559.

SCHAPERCLAUS, W., 1962. — *Traité de pisciculture en étang*. Vigot Frères ed. Paris : 620p.

SEVRIN-REYSSAC, J., 1989a. — Water quality and phytoplankton in the Orge River (France) and in three of its flood-plain pools. *Bol Soc ital. Ecol.*, X : 255.

SEVRIN-REYSSAC, J , 1989b. — Fertilisation organique et Cyanobactéries dans les étangs de production. *Intern. Aquacul conf. Bordeaux (France), 2-4 octobre 1989, spec publ.*, 10 . 229-230.

SEVRIN-REYSSAC, J., BÉRARD, L., CLAVE, C., MONGAZON, A., PLETIKOSIC, M , SERVAN, J , & ZIMMERMANN, P., 1989. — *Résultats des travaux effectués dans le cadre de l'action spécifique « Etangs à pisciculture »*. Muséum d'Histoire naturelle, Paris : 75p.

SCHWIMMER, D., & SCHWIMMER, M., 1964. — Algae and medicine *In* : Jackson D F. *Algae and Man*. Plenum Press, New-York : 368-412.

ZIMMERMANN, P., SEVRIN-REYSSAC, J., IGLESIAS, D., & MONPERT, B., 1989 — Fertilisation organique pendant l'hiver dans les étangs de production piscicole. *Intern. Aquacul. conf. Bordeaux (France), 2-4 octobre 1989, spec. publ.*, 10 : 259-260

RÉSUMÉS DE THÈSES

Renaud FICHEZ.- **Phénomènes d'oligotrophie en milieu aphotique. Étude des grottes sous-marines, comparaison avec les milieux profonds et bilans énergétiques.** Thèse de Doctorat de l'Université d'Aix-Marseille II, soutenue le 14 juin 1989. — JURY : F. BLANC, A. BOURDILLON, J. G. HARMELIN, C. JUBERTHIE, L. LAUBIER, J. SOYER. 251 pages.

La connaissance de faciès d'appauvrissement faunistique au niveau des zones obscures des grottes sous-marines a conduit à cette étude des caractéristiques trophiques du milieu visant à tester l'hypothèse de l'établissement de conditions d'oligotrophie limitantes.

L'appauvrissement de la faune a tout d'abord été défini en terme d'abondance pour la macrofaune et la méiofaune du sédiment mais surtout en terme de biomasse pour l'ensemble de la faune fixée et de la faune endogée (TAB. I). La diminution générale de la biomasse confirme ce que l'on connaissait déjà de l'appauvrissement faunistique des peuplements des grottes sous-marines qui sont classiquement séparés, pour ce qui est des peuplements fixés, en deux sous-ensembles. La biocénose des grottes semi-obscures est constituée d'un peuplement principalement animal assez dense présentant une biomasse moyenne de 250 g. m^{-2}. La biocénose des grottes obscures est constituée d'un peuplement exclusivement animal et clairsemé n'occupant pas la totalité du substrat libre ; les biomasses rencontrées dans la grotte étudiée se situent entre 38 g. m^{-2} et 25 g. m^{-2}. L'organisation spatiale des peuplements endogés coïncide parfaitement avec la zonation décrite au niveau des peuplements fixés.

Différents paramètres hydrologiques ont été mesurés et ont fait l'objet d'un suivi dans le temps. Les paramètres physiques, température et salinité, permettent d'établir une première approche des caractéristiques générales annuelles de la circulation dans les grottes sous-marines à tendance ascendante. En effet, on observe dans ces grottes des conditions de stratification de la masse d'eau qui mettent en évidence l'inertie des masses d'eau piégées à l'intérieur.

TABLEAU I — Valeurs de biomasse des peuplements benthiques fixés et endogés de la grotte des Trémies exprimées en g. m^{-2}.

Distance de l'entrée	Zone Semi-obscure (25 m)	Zone Obscure (50 m)	(60 m)
Faune fixée	250	25	26
Macrofaune endogée	2,65	0,23	0,23
Méiofaune endogée	0,73	0,07	0,07
Somme endogée	3,38	0,30	0,30

La composition élémentaire et biochimique de la matière organique particulaire est abordée à travers la mesure des concentrations en carbone organique, azote, glucides, protéines, lipides et enfin en pigments chlorophylliens. Il apparaît clairement que l'individualisation des zones obscures s'accentue de plus en plus au fur et à mesure que l'on considère les composés de plus en plus représentatifs de la fraction assimilable de la matière organique particulaire. C'est ainsi que la chlorophylle a présente le plus fort appauvrissement des concentrations moyennes enregistrées sur 14 mois (FIG. 1). L'ensemble de ces données ainsi que les différents rapports entre composés ou éléments démontre la conjonction d'un appauvrissement quantitatif et qualitatif de la matière organique vers les zones les plus reculées de la grotte.

A l'inverse on enregistre une forte augmentation de la concentration des sels nutritifs en zone obscure. Ceci est particulièrement vrai pour les silicates et encore plus pour les nitrates qui peuvent atteindre des concentrations de l'ordre de 10 µg. l^{-1} au fond de la grotte. Des études expérimentales de la dégradation de la matière organique particulaire et de la minéralisation de la matière dissoute permettent d'estimer que la valeur maximale du temps moyen de renouvellement est égal à un jour pour la zone semi obscure et à 8 jours pour les zones obscures, les plus éloignées de l'entrée (50 m).

L'analyse de la composition élementaire et biochimique des sédiments met en évidence de faibles différences générales entre stations. Ceci démontre que le passage de la nette discontinuité constituée par l'interface conduit à un état d'achèvement du processus de dégradation de la matière organique qui est surtout fonction de l'origine de ce matériel organique. Cette dégradation conduit à des sédiments où le carbone organique se trouve principalement sous forme réfractaire et ne peut plus être utilisé par les organismes benthiques. Enfin les mesures de potentiel rédox montrent l'absence de toute discontinuité rédox dans les sédiments de la zone obscure. Cette caractéristique permet de supposer que les apports de matière organique sont extrêmement faibles en zone obscure et que leur utilisation est presque totalement localisée au niveau du film d'interface, c'est-à-dire en milieu bien oxygéné.

Les mesures de taux de sédimentation confirment l'appauvrissement des apports allochtones et permettent d'estimer à nouveau une valeur maximum du temps moyen de renouvellement de la masse d'eau obscure de 8 à 9 jours.

L'étude du métabolisme respiratoire est effectuée par la mesure *in situ* de la consommation benthique d'oxygène. La respiration diminue nettement de la zone semiobscure où elle atteint 80,9 l. m^{-2}. an^{-1} à la zone obscure où les valeurs sont très faibles, 15,5 l. m^{-2}. an^{-1}.

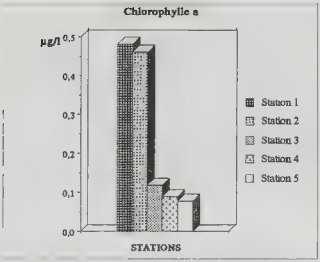


FIG. 1 — Histogramme des concentrations moyennes en chlorophylle a mesurées sur 14 mois (n = 17) et exprimées en µg. l^{-1} pour chacune des stations de prélèvement. La station 1 est situé à l'extérieur de la grotte, la station 2 en zone semi-obscure (25 m de l'entrée), les stations 3, 4 et 5 en zone obscure (respectivement 40, 60 et 50 m de l'entrée).

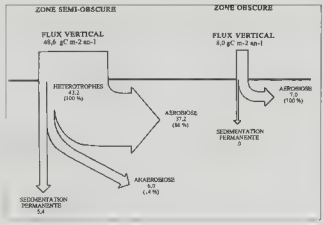


FIG. 2 — Représentation schématique du cycle du carbone organique dans les sédiments. Les valeurs de flux sont exprimées en valeur absolue en g m^{-2} an^{-1} de carbone organique, les valeurs entre parenthèses sont exprimées en pourcentage de la fraction utilisée par les populations hétérotrophes.

L'ensemble de ces données a conduit à avancer l'hypothèse d'une certaine convergence entre les milieux profonds et les grottes sous-marines. La comparaison avec des valeurs de la littérature scientifique conduit à envisager que les conditions trophiques qui règnent à 50 m de l'entrée correspondent globalement à celles rencontrées autour de 1000 m au pied du talus continental dans les zones tempérées.

Tout en gardant à l'esprit les limites de cette comparaison liées aux différences des conditions physiques entre ces deux milieux (salinité, température et surtout pression), le système cryptique pourrait donc être envisagé comme un modèle réduit des processus d'exportation d'énergie trophique de la zone néritique productrice du plateau continental vers le système benthique bathyal.

Pour finir, une approche des bilans énergétiques a été menée à bien afin de proposer un modèle du fonctionnement trophique de cet écosystème. Ces bilans ont conduit à définir des cycles énergétiques et cela principalement sur la base du carbone organique et de ses différents composés. L'établissement de ces bilans reste très délicat au niveau de la masse d'eau, toutefois il semble que la dégradation du matériel organique en suspension s'opère presque exclusivement aux dépens des composés simples (glucides, protéines, lipides), la matière organique complexe présentant en revanche un caractère nettement conservatif.

Au niveau des sédiments, les composés simples sont presque totalement utilisés mais une fraction non négligeable de la matière organique complexe est dégradée En zone semi-obscure cette dégradation s'effectue pour 14 % à travers les processus anaérobies et pour 86 % à travers les processus aérobies. En revanche en zone obscure oligotrophe la totalité des processus dégradatifs s'opère selon les voies du métabolisme aérobie (FIG. 2). Dans cette partie de la grotte la diminution des ressources trophiques conduit à des niveaux métaboliques benthiques faibles, l'oxygène n'est donc pas totalement utilisé ce qui prouve que ces milieux oligotrophes sont des milieux limitants en carbone organique.

Enfin la comparaison entre les compartiments de la faune fixée et de la faune endogée montre que pour une utilisation trophique sensiblement équivalente en terme d'énergie, la faune fixée présente une biomasse au moins 100 fois supérieure à celle de la faune endogée. Il semble donc évident que les peuplements fixés présents sont caractérisés par une grande stabilité et une très faible capacité de développement.

Les grottes sous-marines obscures apparaissent donc comme des modèles potentiels des phénomènes d'appauvrissement trophique. Ces milieux pourraient dans un avenir proche permettre de répondre à un certain nombre de questions fondamentales sur les cycles biologiques hétérotrophes et sur les capacité d'adaptation des organismes à la vie en milieu oligotrophe.

Jérôme REVERSAT — **Spécificité parasitaire des trématodes de poissons : le genre *Helicometra* (Opecoelidae) dans l'étang de Thau (France).** Diplôme de Doctorat (spécialité : Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations) présenté devant l'Université Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc. Soutenu le 16 octobre 1990. — JURY : L. EUZET Président, P BARTOLI, C. COMBES, A. RAIBAUT, C. MAILLARD. 169 p. + Annexes.

Le concept de spécificité parasitaire correspond à l'expression globale des relations qui unissent un parasite à son/ses hôtes ; concernant les cycles héteroxènes, où se succèdent plusieurs hôtes obligatoires, elle s'exprime généralement de manière différente à chaque niveau du cycle.

Chez les trématodes de poissons, et plus particulièrement en milieu marin, cette spécificité est encore mal définie pour deux raisons essentielles qui tiennent d'une part à la méconnaissance des cycles biologiques, et d'autre part à l'imprécision taxinomique qui règne dans ce groupe.

Les trématodes Opecoelidae, le genre *Helicometra* en particulier, nous ont permis d'aborder ce problème au niveau d'une lagune caractéristique du milieu méditerranéen : l'étang de Thau (Hérault).

Le cycle biologique de ces digènes se déroule chez trois hôtes successifs. Nous avons limité notre travail à deux stades précis du développement. Tout d'abord, les adultes sexués localisés dans le tube digestif des téléostéens hôtes définitifs suivants : *Anguilla anguilla, Gobus niger, Symphodus cinereus, Zosterisessor ophocephalus* Ensuite les stades larvaires (sporocyste), à l'origine des générations asexuées de cercaires, qui se développent chez trois mollusques prosobranches premiers hôtes intermédiaires : *Caliostoma striatum, Gibbula adansoni, Tricolia tenuis.*

Approche biosystématique de la spécificité parasitaire : Une analyse génétique (polymorphisme enzymatique) du parasite a été réalisée au niveau de ces deux compartiments du cycle. Douze systèmes enzymatiques ont été testés, parmi lesquels seule la Malate Déshydrogénase (MDH) nous a permis, comme marqueur, de différencier les taxons appartenant au genre étudié.

Elle révèle, chez les formes adultes du trématode, l'existence, au sein d'un groupe morphologiquement homogène, de trois entités spécifiques isolées sur le plan reproductif. Il existe à ce niveau, et donc chez l'hôte définutf, une spécificité différentielle : *Helicometra pulchella*, parasite strict de *H. cinereus*, présente vis-à-vis de ce Labridae une spécificité oioxène ; si *H fasciata* est hébergé par *A. anguilla, G. niger, Z ophucephalus, H. gobu* se retrouve chez les quatre hôtes étudiés. Ces deux derniers taxons présentent une spécificité euryxène ou large. Un test de chi-carré 4 permettant la comparaison des distributions génotypiques observées par rapport aux distributions théoriques (sous l'hypothèse de la panmixie) n'a révélé aucune différence significative. Ces animaux hermaphrodites se reproduisent essentiellement par fécondation croisée.

La même approche a été accomplie chez les sporocystes infestant le mollusque premier hôte intermédiaire. La mise au point d'un protocole expérimental inédit nous a permis de prélever la glande génitale du gastéropode parasité tout en préservant l'intégrité de sa coquille, de manière à le déterminer par la suite. Nous avons retrouvé chez ces sporocystes issus de la reproduction asexuée les génotypes mis en évidence chez l'adulte. Il s'avère que chacune de ces trois espèces ne se développe que chez un seul mollusque. Elles présentent donc pour leur premier hôte intermédiaire une spécificité oioxène.

Approche expérimentale de la spécificité parasitaire : Ces données de la spécificité parasitaire ont été reprises sous l'angle de la biologie du développement.

Dans un premier temps, nous avons abordé le cycle biologique de ces helminthes. Les modalités d'infestation présentent des particularités ; elles tiennent d'une part à la morphologie exceptionnelle des œufs dont l'extrémité possède un filament polaire, et d'autre part à l'éthologie de la cercaire. Celle-ci, de type cotylicerque, non nageante, ne peut infester les crustacés décapodes deuxièmes hôtes intermédiaires que par contact avec le substrat.

Dans un second temps, une méthodologie par transfert expérimental a été développée. Cette technique consiste à faire ingérer à un poisson-receveur préalablement défaunè, une gélule de gélatine contenant un trématode adulte prélevé chez une espèce différente de téléostéen. Les résultats obtenus grâce à ces deux approches confirment les conclusions de l'analyse biosystématique, à savoir une spécificité oioxène pour le mollusque et euryxène pour le téléostéen.

Dynamique des populations d'*Helicometra* et structure de leurs peuplements : L'étude des structures spatiale et temporelle des peuplements parasitaires montre des profils démographiques très voisins quel que soit l'hôte (téléostéen) qui les abrite. Aucune relation n'apparaît entre l'augmentation de l'abondance, de l'intensité moyenne et de la prévalence des trois espèces d' *Helicometra* et l'accroissement de la taille des hôtes qui les hébergent. Enfin, nous montrons l'existence d'une faible compétition interspécifique entre taxons d'*Helicometra* cohabitant chez une même espèce -hôte

En conclusion, nous proposons un schéma global mettant en évidence les voies privilégiées que les trois *Helicometra* utilisent pour accomplir leur cycle de développement. De plus, des hypothèses relatives aux modalités de spéciation de ces trématodes dans la lagune de Thau sont proposées.

Ce type d'approche multiple : biosystématique, cycles biologiques, transferts expérimentaux, étude des peuplements, devrait nous permettre d'avoir une meilleure connaissance des niveaux actuels de spécificité parasitaire, et d'envisager les mécanismes de leur évolution

Jean-François FRUGET — **L'aménagement du Bas-Rhône. Évolution du fleuve et influence sur les peuplements de macroinvertébrés benthiques.** Thèse de Doctorat « Analyse et modélisation des systèmes biologiques », soutenue le 21 décembre 1989 à l'Université Claude Bernard - Lyon I. — JURY : MM. P. BALLAND, J. BETHEMONT, C. COTTEREAU, J. GIUDICELLI, A L. ROUX, H. TACHET. 481p., 48 tab., 119 fig

Une revue de l'influence de l'aménagement du Bas-Rhône sur les différentes composantes de l'hydrosystème, de Lyon à Beaucaire-Tarascon, a été réalisée. Six aménagements hydroélectriques ont servi de cadre comparatif à l'étude.

D'un point de vue général, ce travail s'inscrit dans la recherche d'une meilleure compréhension des cours d'eau aménagés et de leur fonctionnement (WARD & STANFORD, 1979 ; LILLEHAMMER & SALTVEIT, 1984 ; PETTS, 1984...), en particulier à l'échelle des grands cours d'eau médio-européens. D'un point de vue régional, il s'insère dans une extension vers le sud du programme PIREN « Vallées fluviales » du Laboratoire d'Écologie des Eau Douces de l'Université Claude Bernard-Lyon I

Le manuscrit présente successivement le cadre géographique de l'étude et un rappel sur la problématique des cours d'eau aménagés, l'évolution historique et géomorphologique du cours du fleuve au travers de la cartographie, un bilan de sa qualité physico-chimique, un état essentiellement qualitatif de sa macrofaune benthique.

Le milieu

L'intérêt biologique de la vallée du Rhône réside dans sa position géographique. En effet, l'espace rhodanien est une région de transition située au confins des milieux médio-européen, médio-atlantique, méditerranéen. Cette transition s'exprime aussi bien au niveau hydrologique, climatique, végétal que faunistique, par une succession d'influences diverses

Ainsi, les différents auteurs ne reconnaissent au couloir rhodanien ni de structure tectonique propre, ni d'unité climatique.

De la même manière, le régime hydrologique du Bas-Rhône entre l'aval de Lyon et la pointe de la Camargue passe d'une alimentation pluviale océanique à une alimentation pluviale méditerranéenne combinée au apports de l'alimentation nivale. Cette dernière est plus particulièrement à l'origine des variations saisonnières, tandis que les crues sont sous influence méditerranéenne. L'influence des aménagements hydroélectriques de ces trente dernières années sur le régime hydrologique se traduit par l'apparition d'une relative pénurie des débits du Rhône du printemps à l'automne (rétention), et d'une bonne abondance hivernale.

Evolution historique du fleuve

Les paysages fluviaux que l'on observe aujourd'hui dans la Vallée du Rhône sont très éloignés de leur état naturel. Leur composition et leur dynamique ont été modifiées par les interventions humaines successives depuis le début du XIX^{ème} siècle. L'analyse de cartes dressées à différentes époques et l'examen des paysages actuels permettent de retracer cette évolution morphologique et dynamique. La connaissance de l'hydrodynamique fluviale à partir de la paléodynamique du cours d'eau permet une meilleure connaissance de celui-ci dans un but de gestion

A l'origine le Bas-Rhône rentrait dans un cadre général à l'ensemble du Rhône français : tressage avec tendance au méandrage d'ampleur plus limitée à l'aval de Lyon. Malgré l'aménagement des vestiges morphologiques son toujours visibles, à défaut d'être actifs pour la plupart

La physico-chimie

L'examen de sept paramètres physico-chimiques, indicateurs du pouvoir autoépurateur (température de l'eau, oxygène dissous, D.B.O.5) et des teneurs en éléments nutritifs (formes de l'azote et orthophosphates, et en matière organique (oxydabilité) a porté sur 20 dates entre 1979 et 1985 et 18 stations, stations réparties au niveau des différentes unités fonctionnelles des six aménagements hydroélectriques concernés par notre étude.

Cet examen laisse apparaître une évolution inverse au cours du temps des apports organiques et minéraux, le premiers diminuant tandis que les seconds augmentent (en particuliers les nitrates). La pollution organique oxydable apparaît ainsi modérée, d'autant plus que la teneur en oxygène dissous reste bonne sur l'ensemble du réseau, permettant l'activité biologique. Les apports minéraux sont plus importants mais aussi plus localisés. Le phénomène est toutefois assimilé par les grandes dimensions du milieu et l'inertie que cela confère à la masse d'eau vis-à-vis des facteurs externes. Les teneurs rencontrées ne sont en réalité que représentatives d'un grand cours d'eau de plaine de région tempérée industrielle.

L'aménagement a toutefois induit des variations significatives du régime thermique du fleuve, variables selon l'échelle considérée :

- un effet intra aménagement et un écart statistiquement significatif de 0,4° C entre parties court-circuitées et canaux de dérivation ;
- Un effet inter aménagement et un écart de 0,7° C entre Vallabrègues, aménagement le plus au sud, et Péage-de-Roussillon, le moins soumis a des influences extérieures

L'amplitude thermique moyenne est modérée (15,5° C), voisine de celle du Haut Rhône, typologiquement différent (15° C, PERRIN, 1978). Le Bas-Rhône reste donc globalement un fleuve « froid ».

A l'origine le régime thermique naturel du Bas-Rhône était lié à son alimentation et au régime de ses principaux affluents. Après aménagement, il y a interférence avec des facteurs artificiels tels que les barrages, la dérivation d'une partie du débit, les rejets d'eau de refroidissement des centrales thermiques classiques ou nucléaires.

La structure physique du milieu

Un relevé systématique de différentes variables mésologiques des rives des unités fonctionnelles lotiques a été réalisé parallèlement aux prélèvements de macrofaune. Dix variables (facteurs) exprimées par 39 modalités ont été sélectionnées d'après les données de la littérature et notre propre expérience, et sont exprimées en classes qualitatives. L'analyse statistique des résultats montre des variations intra- et inter- aménagements.

A l'échelle du point, les microhabitats des rives du Bas-Rhône se répartissent en trois groupes : micromilieu d'érosion, de sédimentation, de végétation. L'analyse met en évidence la domination des microhabitats minéraux. Ceci est à relier à l'aménagements du fleuve et à ses endiguements, plus anciens pour les parties court-circuitées par rapport au canaux de dérivation.

Au niveau stationnel, on assiste à un regroupement des stations selon le type d'unité fonctionnelle (canaux d'amenée et de fuite, R.C.C. endigués, secteurs de radiers des R.C.C.) correspondant à un gradient d'artificialisation. Le type de substrat (c'est-à-dire le microhabitat) est ainsi le facteur principal définissant l'habitat en particulier et la station en général. Toutefois, la vitesse du courant a également un rôle dans l'organisation de la structure du milieu, en particulier dans les secteurs de radiers des parties court-circuitées qui présentent des caractéristiques proches des canaux de fuite.

Les macroinvertébrés benthiques

Une étude synchronique des peuplements de macroinvertébrés benthiques du chenal des unités fonctionnelles lotiques des six aménagements précédents a été réalisée. Les prélèvement ont été réalisé par dragage en zone profonde et au filet Surber dans les zones de radiers au niveau de 34 stations durant l'été 1985

Les peuplements macrobenthiques du chenal apparaissent ainsi composés d'espèces potamo-lénitiques pour les taxons caractéristiques typologiquement de ce type de cours d'eau (métapotamon, niveau typologiques B8 B9), ainsi que d'espèces plus eurytopes et polluotolérantes. Le Bas-Rhône a ainsi globalement dérivé vers un type potamique lent à la suite de l'uniformisation des conditions mésologiques des différents biefs, de façon similaire à de nombreux grands cours d'eau médio-européens (en particulier Rhin, Meuse, Pô).

Les variations de la composition faunistique des différents secteurs révèlent des modifications locales, mais pas de manière suffisante pour mettre en évidence un changement structural longitudinal de grande ampleur. Ce sont surtout des modifications de proportion des espèces qui sont enregistrées. Il existe ainsi une homogénéité longitudinale de ces peuplements en dépit d'incontestables altérations locales. Les relevés s'organisent selon un gradient croissant d'anthropisation des unités fonctionnelles, qui n'est pas sans rappeler celui obtenu à partir des variables mésologiques. Pour ces dernières la variable « microhabitat » avait le rôle prépondérant ; dans le cas de la faune invertébrée, la vitesse du courant semble être le facteur principal. La position des anciens cours du fleuve (Rhône court-circuités) laisse paraître des potentialités lotiques toujours sous-jacentes.

Les espèces les plus contributives à cette structure sont *Dreissena polymorpha*, les Oligochètes, les diptères *Orthocladunae s l., Gammarus fossarum, Hydropsyche modesta*

L'étude temporelle d'un aménagement précis, Péage-de-Roussillon, a révélé l'existence de trois périodes biologiques distinctes. Le prolongement plus tardif de la période estivale sur le Bas Rhône par rapport à l'amont de Lyon traduit un début d'influence méditerranéenne

Conclusion

La situation du Bas-Rhône dans les systèmes de classification des eau courantes, la notion de perturbation appliquée aux aménagements, les aspects hydrologiques et biologiques des débits réservés sont abordés en guise de conclusion.

Dans les systèmes de classification classiques (critères de la Limnofaune de ILLIES, 1978 ; zonation de VERNEAU, 1973), le Bas-Rhône apparaît être un métapotamon, mais la présence de certaines larves d'insectes dans des secteurs bien localisés, jusqu'à Donzère-Mondragon, lasse supposer que ceux-ci étaient à l'origine plus proches de l'épipotamon.

Par rapport au concept de continuum fluvial, l'étude montre que sur un fleuve aménagé ce concept se révèle être très théorique, ce qui est en accord avec WARD & STANFORD (1983)

qui proposent d'intégrer les effets perturbateurs des barrages dans l'explication des changements longitudinaux, et ainsi la prise en compte de la réponse des espèces à la régulation .

Enfin, dans une partie court-circuitée par un barrage et un canal de dérivation, on peut considérer que le débit réservé correspond à un étiage important, si ce n'est aggravé La sédimentation et le colmatage sont accrus, les taxons lénitiques et ceux utilisant les particules fines sont favorisés dans un tel milieu, les crues apparaissent comme des facteurs importants d'instabilité biologique et sédimentologique (« stress hydraulique » de STATZNER 1981). Le débit peut ainsi être défini comme la variable synthétique clef du fonctionnement des parties court-circuitées, mais également de toutes les unités fonctionnelles lotiques de l'hydrosystème aménagé.

Marc FILY. — **Succession post-culturale et pression de pâturage dans les Pyrénées centrales : étude à l'échelle de l'écosystème, de la communauté et d'une population de *Dactylis glomerata* L. prise comme modèle.** Thèse de l'Université Paul Sabatier - Toulouse III, (spécialité écologie végétale) soutenue le 19 octobre 1990. — JURY : D. VIGNES Président, P. JACQUARD et R. PRODON : Rapporteurs, R. LUMARET, J. LAUGA, G. BALENT ; Directeur de thèse, C. TOSCA. 324 pages Laboratoire d'Écologie végétale, Université Paul Sabatier, CRBPV, 118, rte de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex

Deux trajectoires de dynamique de la végétation post-culturale sont étudiées dans la vallée d'Oô (Pyrénées-centrales - alt. 1000 m), siège d'une déprise agricole ancienne et progressive Ces trajectoires diffèrent essentiellement par l'intensité du pâturage qui s'y exerce depuis la date d'abandon de la culture. La question de recherche qui sous-tend plus largement le travail : « Comment les végétaux réagissent-ils à l'hétérogénéité environnementale associée à une succession post culturale pâturée selon deux intensités ? » est examinée dans le cadre d'une approche multi-échelles (O'NEILL T *et al.*, 1986). Dans ce but, les investigations sur la végétation sont menées au sein des mêmes stations écologiques, à l'échelle des flux carbonés et surtout de la communauté et d'une population modèle. L'objectif n'est pas de fournir une description complète de l'écosystème mais d'articuler des études qui s'enrichissent mutuellement tant du point de vue de la connaissance biologique que de la méthodologie

Le travail, structuré sous forme d'une collection d'articles, débute (Chapitre I) par une revue des éléments bibliographiques concernant les successions végétales et plus particulièrement les successions post-culturales pâturées. L'accent est mis sur les différentes échelles de description du phénomène successionnel ainsi que sur les méthodes d'analyses de données recueillies à l'échelle communautaire. Celles ci font référence à l'analyse de gradient, elle même associée à la conception des variations de la végétation selon des continuums. Avec une référence à l'analyse hiérarchique et l'adoption d'une démarche comparative, ce choix de l'analyse de gradient représente les options méthodologiques essentielles du travail.

Après une description détaillée du site d'étude au début du Chapitre II, le modèle d'évolution de la végétation (BALENT, 1987) qui sert de base à l'échantillonnage des stations écologiques sur les deux trajectoires est présenté ; il repose sur le plan I-II des stations écologiques d'une Analyse Factorielle des Correspondances réalisée sur 61 relevés quantitatifs (points-quadrats) de la végétation. Dans ce plan, les stations se succèdent le long de FI selon le niveau de leur fertilité résiduelle qui décroît avec le temps écoulé depuis l'abandon de la culture (il est ainsi possible de considérer, comme nous l'avons fait, cet axe comme étant aussi un axe de temps) ; le long de F2 les stations se distribuent selon l'intensité du pâturage (et de la fauche qui y est associée dans certaines parcelles).

Avant de caractériser plus précisément les trajectoires, la valeur de cette AFC comme outil de diagnostic et de prévision est illustrée, et étendue à d'autres facteurs, sur des données botaniques extérieures à la vallée recueillies en 1923 et 1971 par H. GAUSSEN sur un dispositif de placettes permanentes. Le concept écologique de référence est celui de la valeur indicatrice d'une communauté alors que la méthode repose sur la projection en individus supplémentaires de relevés floristiques (ici, ayant subi une transformation de données) dans une AFC de « référence » (BALENT et FILY, 1986). Une stabilité relativement grande de la flore prairiale est notée durant cet intervalle de 48 ans et la précision de la valeur indicatrice d'une communauté végétale est illustrée par la restitution de l'effet d'ombrage d'une plantation d'épicéas en bordure du dispositif permanent

L'AFC-modèle nous a surtout servi à constituer un sous-échantillon de stations à Oô, le choix d'une approche pluridisciplinaire nous contraignant à concentrer les études sur quelques stations. Par analogie avec les plans expérimentaux, il est alors possible de considérer les stations comme étant soumises à deux facteurs principaux (tant au sens de facteurs écologiques identifiés sur les axes qu'au sens d'un facteur expérimental connaissant plusieurs modalités) : la fertilité résiduelle juxtaposable au temps et l'intensité d'utilisation par l'agriculture Pour une représentativité écologique correcte, nous ne pouvions pas retenir pour chacune des deux trajectoires contrastées vis-à-vis du pâturage moins de trois dates d'abandon réparties sur les 80 ans durant lesquels la succession présente un intérêt pour l'élevage (3, 30 et 80 ans ; au delà le milieu est trop fermé et n'est plus pâturé). En raison de la pratique de la vaine pâture qui laisse les animaux relativement libres du choix de la surface pâturée, il n'est pas possible de fournir une mesure de charge animale par hectare. Pour indiquer un ordre d'idée des modalités de pâturage on retiendra que 30 ans après l'abandon de la culture, alors que le contraste entre les deux modalités de pâturage est maximum, la parcelle la plus pâturée est fréquentée la majeure partie de l'année par des ovins et quelques bovins qui entretiennent une formation rase ; à ce même stade la parcelle la moins pâturée ne connaît qu'un pâturage de mi-saison bien moins intensif par ailleurs. Le point de départ des deux trajectoires étant unique, ce sont cinq situations qui ont été échantillonnées par 1 ou 2 stations chacune selon les études. Par ailleurs, nous nous sommes assurés, d'une part, de l'homogénéité de l'histoire des pratiques agricoles (à savoir mutation directe : la culture devient pâturage à l'exclusion de la fauche) et, d'autre part, de la représentativité statistique des stations (en ne retenant que des stations contribuant fortement aux 2 axes). On notera que l'analyse multivariée apparaît ici comme point de départ d'analyses écologiques et non pas comme un but (souvent descriptif) comme c'est le cas la plupart du temps.

Le premier niveau d'organisation présenté (Chapitre III) afin de caractériser les stations est celui de l'écosystème (selon la distinction d'O'NEILL, *et al* , 1986 qui l'oppose aux niveaux d'organisation faisant une référence explicite aux organismes). Une étude de photosynthèse apparente *in situ* et en milieu contrôlé révèle l'importance de la structure spatiale des couverts et la grande vitesse de récupération de l'activité photosynthétique après défoliation. Une formation qui est maintenue rase par le pâturage présente un niveau d'activité photosynthétique qui est bien supérieur à celui d'une formation haute d'un mètre au sein de laquelle l'auto-ombrage, ainsi que l'accumulation de tissus sénescents viennent fortement diminuer le bilan photosynthétique. La défoliation d'une formation en défens depuis plusieurs semaines découvre elle aussi

des tissus étiolés et peu efficaces pour la fixation du CO_2 mais la restauration du niveau d'activité intervient en moins de 7 jours.

L'investigation menée au niveau d'organisation communautaire (chapitre IV) permet de répondre à trois séries de questions précises :

a) la première concerne la stabilité de la composition botanique : quelle est l'amplitude des variations saisonnières et annuelles de la végétation sur 3 ans ? Ces variations dans un laps de temps réduit sont-elles cohérentes avec celles qui définissent la succession sur un pas de temps de 80 ans ? Quels sont les effets respectifs de l'âge du peuplement et du pâturage sur la stabilité de la composition botanique ? La quantification de cette variabilité relative implique l'analyse d'un tableau floristique tridimensionnel (stations x dates x espèces) qui a été réalisée par la méthode préconisée par DOLEDEC & CHESSEL (1989). Cette analyse révèle tout d'abord une permanence du motif de dispersion des points-stations dans les plans factoriels, ce qui fait apparaître l'AFC comme un outils efficace pour choisir des stations et ainsi réduire la taille d'un échantillon. D'ailleurs, les variabilités inter-années et inter-saisons ne représentent respectivement que 4 et 5 % de l'inertie totale du jeu de données alors que la variabilité inter-stations en représente 47 %. L'ensemble de la végétation échantillonnée durant les 3 ans suit bien la dynamique générale modélisée par l'étude synchronique (elle traduit un processus d'oligotrophisation). Les communautés les plus jeunes connaissent, ainsi que l'on pouvait s'y attendre, le plus fort turnover spécifique. A l'opposé, les stations les plus pâturées (depuis 30 ans comme depuis 80 ans) sont remarquablement stables.

b) la seconde série de questions abordées concerne la recherche de règles d'organisation des communautés lors d'une succession. Une analyse des relations de voisinage physique entre les espèces montre, d'une part, une complémentarité entre les légumineuses et les graminées du point de vue social et, d'autre part, une plus grande intrication des espèces lors du vieillissement des peuplements. Ces relations de voisinage qui conduisent à la définition d'association sur une base statistique ont été établies par une série de tests de chi² sur tous les couples d'espèces possibles pour chaque relevé. L'étude illustre bien la nécessité d'expliciter l'échelle spatiale de travail (station -voisin physique) lorsque l'on emploie le terme association.

c) enfin, une dernière étude au niveau communautaire concerne la nature des liens entre espèces et milieux et le rôle joué par la pondération des listes d'espèces dans la mise en évidence de ces liens. Par une série de transformation de données on dispose de trois estimations de l'importance des taxons au sein des communautés (biomasse, recouvrement et présence) qui sont soumises à 3 AFC. La comparaison des différentes ordinations permet de montrer que biomasse et recouvrement correspondent à la même échelle de fonctionnement de la communauté et traduisent bien la réponse des espèces aux pratiques agricoles : plus que leur présence, c'est leur représentation quantitative qui est marquée par les pratiques. En revanche, l'arrivée et le départ des espèces, autrement dit la notation en simple présence, traduisent plus nettement un lien des taxons avec un facteur écologique qui varie avec un grain plus grossier (l'exposition des stations). La pondération n'est pas une opération qui répond uniquement à des impératifs biométriques mais doit être considérée comme un choix d'échelles de travail par l'écologiste.

L'approche populationnelle développée dans le chapitre V est reliée à l'approche communautaire par le concept d'amplitude d'habitat. Une mesure intra-communautaire (CHESSEL *et al.*, 1982) de cette caractéristique des espèces du modèle (BALENT & FILY, 1986) avait permis de les comparer. Le Dactyle (*Dactylis glomerata* L.) a été choisi comme espèce modèle en raison non seulement de son ubiquité le long de la succession postculturale, quelque soit l'intensité du pâturage, mais aussi de son intérêt agronomique. Les questions sous-jacentes étant: comment cette espèce modèle atteint-elle ce statut d'ubiquiste dans la vallée ? Existe-t-il une microdifférenciation en populations locales ou y a t-il une population unique d'individus plastiques ? Trois études simultanées et complémentaires ont été réalisées caractérisation du polymorphisme enzymatique, de la morphologie d'individus transplantés en environnement commun et, enfin, étude en condition de coupe mimant le pâturage. L'intérêt pratique de cette démarche est d'évaluer l'effet sélectif de pratiques de pâturage contrastées depuis plusieurs décennies.

L'étude enzymatique réalisée sur plus de 600 individus nous a appris tout d'abord que le Dactyle était représenté par un très grand nombre d'individus génétiques au sein de la vallée, en accord avec son mode de reproduction qui fait peu participer la voie végétative. La structure génotypique des populations stationnelles (leur réunion formant une métapopulation) est très fortement marquée par un effet de fondation qui a disparu 30 ans après la date d'abandon de la culture. Le pâturage pourrait agir sur cette structure en conduisant également à un déficit d'hétérozygotes ainsi que l'établit une méthode non-paramétrique (MANICACCI, 1989 ; MATHIEU *et al.*, 1990).

L'étude morphométrique révèle, durant la première année de culture en environnement commun, une cohérence entre le sens de variation de certains caractères végétaux et un effet du milieu : par exemple : on constate une faible reproduction sexuée des dactyles provenant des parcelles les plus pâturées, une grande taille des individus originaires de parcelles non pâturées. Cet effet du milieu ne persistant pas durant les deuxième et troisième années, on conclut à une expression de la plasticité des individus et non à un effet sélectif en émettant une réserve liée à la taille réduite de l'échantillon (10 individus par stations).

Enfin, l'étude comparative de génotypes de dactyles, impliquant une simulation du pâturage par la coupe et réalisée sur la base d'un dispositif expérimental de type agronomique, montre qu'il existe une variation intergénotypique, très significative, de la repousse mesurée par la biomasse. A cette occasion, l'effet d'un composé salivaire (thiamine) sur la repousse a été également testé et se révèle non-significatif. Bien que collectés dans 2 stations ayant eu une histoire du pâturage contrastée depuis 30 ans, les résultats ne peuvent être considérés comme représentatifs des populations dont le très grand degré de polymorphisme est établi par l'étude enzymatique.

La discussion générale (Chapitre VI) reprend, en les présentant selon la chronologie d'une succession et non plus par discipline, les résultats acquis lors des différentes études. L'accumulation d'ordre au sein des communautés végétales spontanées après abandon de la culture est ainsi établie par plusieurs voies. Tout d'abord, les jeunes communautés portent les marques de leur fondation récente : la flore est diverse, la composition botanique instable, les taxons sont distribués en taches monospécifiques et enfin le brassage génique entre les individus d'une même espèce est incomplet. En 30 ans, la plupart de ces caractères de jeunesse disparaissent et on remarque surtout que le pâturage, sous les modalités prises en compte par notre échantillon, agit comme un remarquable facteur de stabilisation de la production, du fait de l'action combinée d'une stabilisation de la flore, de la résistance à la défoliation des individus et du maintien d'une structure spatiale efficace du couvert. 80 ans après la mutation dans l'utilisation des parcelles, la végétation obéit pour l'essentiel aux mêmes règles d'organisation qu'au stade intermédiaire.

Cette discussion est l'occasion de rappeler les deux aspects de la notion d'échelle qui ont été mobilisés dans le travail : l'imbrication des niveaux d'organisation d'un écosystème et aussi l'échelle qui correspond au choix d'une variable ou performance des végétaux à l'intérieur d'un même niveau d'organisation.

Parmi les perspectives de travail évoquées, la prise en compte explicite de l'espace (notamment la structure spatiale en mosaïque des parcelles) apparaît comme la plus importante pour une compréhension plus fine des mécanismes en jeu lors des successions post-culturales

Une partie substantielle est consacrée à une revue bibliographique intitulée : « Les interactions entre la végétation herbacée et les grands herbivores : le pâturage considéré comme un facteur évolutif ».

Jean-François GUEGAN. - **Structure des peuplements parasitaires : le modele Monogènes de Poissons Cyprinidae ouest africains.** Thèse de Doctorat de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier II (Spécialité Parasitologie) soutenue le 11 juillet 1990. — JURY : L EUZET Président ; C. COMBES et L. THALER Rapporteurs ; A. LAMBERT et C. LEVEQUE Codirecteurs de thèse ; J. BLONDEL, A. RAIBAUT. Laboratoire de Parasitologie Comparée, U.S.T.L., case 105, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 5. 211 p. Annexe 189 pages

Dans le cadre d'un programme interdisciplinaire sur l'etude des peuplements ichtyologiques d'Afrique de l'Ouest, nous avons analysé chez des poissons Cyprinidae les peuplements de Monogènes, ectoparasites branchiaux à cycle évolutif direct. Le travail de base est une étude taxinomique de ces parasites dans une région où la parasitofaune des poissons est très peu connue. L'étude des peuplements parasitaires étant liée à des problèmes dont l'intérêt dépasse de beaucoup les simples aspects faunistiques, nous avons choisi d'aborder dans le mémoire un certain nombre de questions qui se rattachent à plusieurs domaines fondamentaux de l'écologie parasitaire. Les observations portent sur 48 espèces de Monogènes dont 41 nouvelles chez 19 espèces de Cyprinidae appartenant à six genres différents.

Quatre thèmes sont analysés. Il s'agit dans un premier temps d'une étude, espèce par espèce de Monogène, des relations avec le milieu hôte. Dans un deuxième temps, nous comparons l'évolution phylogénétique des hôtes à celle de leurs parasites. La question de la richesse spécifique parasitaire est ensuite analysée et discutée. Enfin, les Monogènes sont évalués comme marqueurs paléo-géographiques

Le premier domaine étudié est celui de l'évolution des Monogènes Dactylogyridea parasites des poissons Cyprinidae. Au delà de la recherche d'une classification évolutive des organismes, nous nous interrogeons sur les conséquences des phénomènes adaptatifs chez les Monogènes. Un travail original basé sur un essai de cladistique nous permet d'évaluer les relations de parenté entre les parasites. Pour ces organismes, se développant dans une troisième dimension qui est l'environnement vivant, les populations hôtes sont toujours la source des pressions selectives. Chez les parasites à cycle direct comme les Monogènes, l'hôte unique est la cause principale des modifications adaptatives. La construction d'un arbre phylogénétique des parasites étudiés (à partir de caractères morpho-anatomiques), met en évidence, à l'échelle des espèces, d'importantes convergences au niveau du système d'accrochage à l'hôte. Les Monogènes soumis à des pressions similaires qui sont celles de l'habitat branchial de l'espèce hôte acquièrent des morphologies identiques bien qu'appartenant à des lignées évolutives différentes.

La seconde catégorie de problèmes discutés est celle des relations évolutives hôte-parasite. La comparaison entre la phylogéne des poissons hôtes (construite à partir de caractères génétiques) et celle de leurs parasites (construite à partir de caractères morpho-anatomiques) permet de proposer une hypothèse évolutive pour les parasites (GUEGAN & AGNESE, 1991). La spéciation allopatrique des lignées hôtes paraît accompagnée, la plupart du temps, d'une spéciation concomitante (ou co-spéciation) des parasites. La phylogénie des parasites est alors le reflet de celle des hôtes. Cependant, nous avons mis en évidence des transferts latéraux de parasites (colonisations, captures) entre espèces de poissons sympatriques et phylogénétiquement liées. Les causes favorables à ces tranferts latéraux sont analysées dans le cadre du concept de spécificité parasitaire imaginée par EUZET & COMBES (1980). A partir de ces résultats, leurs conséquences dans la structuration des peuplements parasitaires sont appréciées et discutées.

Le troisième domaine concerne un aspect de l'écologie évolutive parasitaire. Il s'agit de l'analyse des circonstances évolutives et écologiques qui conditionnent la structure des peuplements parasitaires (ESCH *et al.*, 1990). Des raisons parfois différentes ont tenté d'expliquer la structuration de ces peuplements : le hasard (KENNEDY, 1976) ; la co-spéciation (BROOKS, 1980, 1988) ; l'accumulation d'espèces parasites dans laquelle aucune saturation des niches écologiques n'est atteinte (ROHDE, 1979, 1989) ; le remaniement de parasitofaune ou « turnover » dans lequel il n'existe aucun équilibre (PRICE, 1990) ; l'équilibre dynamique insulaire (PRICE, 1990 ; PRICE & CLANCY, 1983). Avec le modèle Monogènes de Cyprinidae ouest-africains, nous mettons en évidence que 77 % de la variabilité en espèces de Monogènes chez les 19 espèces de Cyprinidae analysées s'expliquent par la taille maximale de l'espèce hôte. 86 % de cette même variabilité s'expliquent si l'on tent compte à la fois de la taille maximale et de l'écologie de l'espèce hôte. Ces résultats sont discutés dans le cadre de la théorie biogéographique insulaire de MACARTHUR & WILSON (1967).

Le quatrième et dernier domaine intéresse la biogéographie analytique, c'est-à-dire l'histoire évolutive des systèmes hôte-parasite étudiés à l'échelle de la biosphère

Grâce à l'exploitation des données acquises dans les trois précédents thèmes, il analyse les distributions d'espèces et leurs variations temporelles en fonction des dérives continentales. Dans une situation de confinement des espèces de Cyprinidae, leurs Monogènes appartiennent pour la plupart à des taxons relictes (*sensu* BANDONI & BROOKS, 1988). Ces parasitofaunes branchiales conservées supportent l'idée d'une histoire gondwanienne de l'association Monogènes-Cyprinidae. La composition parasitaire des Cyprinidae africains et la comparaison avec celle d'autres régions biogéographiques permettent d'émettre une hypothèse sur leur origine possible (GUEGAN & LAMBERT, 1990).

Chacun des quatre thèmes abordés fait l'objet d'une discussion dans laquelle les résultats sont comparés aux connaissances actuelles

Spécialisation parasitaire et systématique des Monogènes

Assembler des Monogènes sur la base de caractères liés à une fonction d'accrochage revient, en réalité, à regrouper des spécialisations selon un micro-habitat branchial et non selon les affinités phylogénétiques. Les groupements actuels de Monogènes reflètent ainsi plus des similitudes entre hôtes que celles de réels taxons parasites. A l'inverse, la morphoanatomie des organes copulateurs paraît être un puissant caractère pour rechercher les relations de parenté entre les divers groupes de Dactylogyridea. Au delà de son intérêt écologique et évolutif, l'analyse réalisée dans le mémoire remet en question la systématique actuelle des Monogènes au niveau infra-familial.

Importance des transferts latéraux de parasites

Les transferts latéraux de parasites sont plus fréquents qu'on aurait pu l'imaginer. Les données biogéographiques complémentaires attestent de l'importance des captures parasitaires chez les poissons Cyprinidae. Les populations piscicoles des fleuves côtiers (Guinée, Sierra Leone et Libéria), isolées du

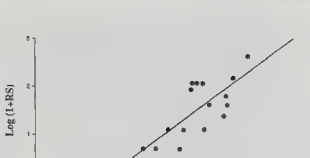


FIG. 1 — Relation entre le logarithme de la Richesse Spécifique (RS) en espèces de Monogènes et le Logarithme de la Taille Maximale (TM) pour 19 espèces de poissons hôtes de la famille des Cyprinidae ($r^2 = 0,77$; $P < 0.001$), (d'après GUÉGAN *et al.*, à paraître)

FIG. 2 — Représentation sur une carte du Mésozoïque de la distribution actuelle des Monogènes Dactylogyridae du groupe monophylétique *D. ruahae* parasites de *Barbus* et *Varicorhinus* africains et de *Barbus* et *Tor* indiens (d'après GUÉGAN & LAMBERT, 1990).

reste du réseau hydrographique ouest africain par la barrière naturelle de la dorsale éburnéo-guinéenne, ne sont pas affectées par les mouvements d'invasion parasitaire que connaissent les populations des bassins sahélo-soudaniens et éburnéens adjacents (GUEGAN & LAMBERT, 1991). L'importance des transferts latéraux semble liée à la présence d'une espèce particulière, *Labeo coubie*, qui serait à l'origine des formes parasites d'invasion.

Syndrome d'insularité et systèmes hôte-parasite

A la question « Les espèces hôtes sont-elles un nouvel exemple d'île biologique ? » que peut-on répondre ?

Certains éléments semblent satisfaire à l'idée d'une nouvelle application de biogéographie insulaire :

- une relation positive richesse spécifique parasitaire-taille de l'espèce hôte ;
- l'existence d'un remaniement de la parasitofaune dont le moteur est un processus combiné d'extinctions et de captures ;
- l'espèce *Labeo coubie* à la fois la plus largement distribuée, la plus grande en taille et la plus parasitée en richesse spécifique paraît se comporter tel un continent émetteur de parasites ;
- les espèces parasites généralistes sont les plus capables de coloniser les îles hôtes sympatriques ;
- le processus d'extinction-capture en parasitologie semble tout à fait comparable au processus d'extinction-colonisation en biogéographie insulaire.

Ces éléments qui attesteraient que l'hôte constitue bien une île biologique ne sont vérifiés que dans le cadre unitaire de l'étude qui concerne à la fois les espèces hôtes, les espèces parasites, l'appareil branchial des poissons et le lieu géographique qui est l'Afrique occidentale.

Il existe cependant certains faits qui conseillent de rester prudent sur une application de la « théorie des îles » aux systèmes hôte-parasite. D'autant plus que cette théorie ne fait pas l'unanimité parmi les écologistes (GILBERT, 1980) :

- la relation richesse spécifique-taille de l'île n'est pas un élément de validation de la théorie dynamique insulaire ;
- le paramètre abondance des espèces n'est pas pris en compte alors qu'il est très important ;
- jusqu'à preuve du contraire, aucun équilibre dynamique de type insulaire n'a été démontré chez les espèces hôtes.

Parasites et Biogéographie

En accord avec les idées de SZIDAT, le marquage biologique par les Monogènes indique que le genre *Barbus* (grands *Barbus* tétraploïdes et formes affines) paraît être le moins dérivé par rapport aux Cyprinidae ancestraux. La distribution actuelle de Monogènes phylogénétiquement proches - parasites de *Barbus* et de *Tor* en Inde, de *Barbus* et de *Varicorhinus* en Afrique - laisserait supposer une apparition des Cyprinidae bien plus ancienne que celle évaluée par les fossiles. Le marquage paléo-géographique par les Monogènes évaluerait ainsi le centre d'origine des Cyprinidae non plus en Asie comme il est couramment admis (DARLINGTON, 1957), mais dans une contrée gondwanienne comme le proposent MYERS (1967), CRACRAFT (1975), NOVACEK & MARSHALL (1976).

Dans la conclusion, les résultats de l'étude parasitologique sont replacés dans un contexte évolutif et écologique plus général.

Notre étude apporte une explication rationnelle de la richesse spécifique parasitaire observée chez les poissons. Elle ouvre une nouvelle dimension en recherche parasitologique puisqu'elle propose un essai d'application de la théorie biogéographique insulaire ou « théorie des îles » aux systèmes hôte-parasite. Relier le syndrome d'insularité et les systèmes hôte-parasite ne semble pas être une fantaisie ; ne serait-ce que parce que l'hôte constitue bien une entité physique dans un environnement étranger qui l'isole de ses autres congénères. La particularité des systèmes hôte-parasite nous permet notamment d'apprécier l'importance des facteurs historiques dans la structuration des peuplements parasitaires. Tous les modèles étudiés en biogéographie insulaire ont tendance à négliger l'histoire des peuplements (BLONDEL, 1986). Si pour le moment, l'application des concepts issus de la théorie dynamique insulaire au modèle hôte-parasite est encore trop peu précise, elle devrait dans l'avenir provoquer une nouvelle réflexion sur le rôle véritable joué par les captures - tout à fait assimilables à des colonisations - dans la structuration des peuplements de parasites.

Oumessaad TOUBAL — **Phytoécologie, Biogéographie et Dynamique des principaux groupements végétaux du massif de l'Edough (Algérie nord orientale).** Thèse de 3ème cycle soutenue le 26 mai 1987 à l'Université Joseph Fourier de Grenoble, 111 pages. — JURY : R. LOISEL, P. OZENDA, L. RICHARD, J.-P. PELTIER, A. LABBE. 1 carte h.t

L'Edough est un massif formant promontoire en avant de la côte de l'Algérie orientale; probablement ancienne île rattachée au continent par les sédiments recouvrant la dépression dont le lac Fetzara occupe le centre, il se trouve en avant de la chaîne côtière constituée par la petite Kabylie à l'ouest, les Monts de la

Medjerda et la Kroumirie tunisienne à l'Est. C'est un mole cristallin elliptique mesurant, de la ville d'Annaba au Cap de Fer, 11 Km environ. Le relief et la lithologie permettent de distinguer trois parties dont la plus orientale, et la plus élevée, culmine à 1 008 m près du village de Seraïdi (anciennement Bugeaud).

C'est cette partie orientale qui fait l'objet de la thèse, dans le cadre de la feuille Seraïdi 1/25 000. C'est la partie la plus humide, la plus boisée, la plus diversifiée écologiquement; de plus, elle est soumise à une pression anthropique importante du fait de la proximité de la ville d'Annaba (400000 hab.), de ses complexes industriels, et du tourisme qui se développe rapidement dans le massif.

La structure géologique est relativement uniforme : un bloc central de gneiss et, sur la périphérie, des affleurements de micaschistes, de microgranite et de grès numidien. Les sols sont acides, insaturés, fortement humifères, assez profonds

Le climat est partout de type thermoméditerranéen humide. La température moyenne annuelle est de 19° C à Annaba, 15 ° C encore à Séraïdi ; les précipitations dépassent 700 mm par an sur la côte et atteignent 1220 mm au sommet. L'indice xérothermique est compris entre 82 et 87

La végétation appartient dans l'ancienne nomenclature d'EMBERGER aux étages bioclimatiques subhumide (partie inférieure du massif) et humide (partie supérieure), et dans la nomenclature d'OZENDA et de QUEZEL aux étages thermo-, meso- et supraméditerranéen. L'importance des précipitations favorise la chênaie caducifoliée à zéen dans la partie haute et, jointe à la nature partout siliceuse des roches, la prédominance du Chêne-liège partout sauf aux abords du littoral.

Les limites altitudinales sont naturellement plus basses sur le versant exposé au nord et tourné vers la mer que sur le versant méridional soumis à l'insolation et aux vents chauds du sud. La différence est de l'ordre de 200 à 300 mètres.

Ainsi l'étage thermoméditerranéen s'élève jusqu'a 400 m sur le versant sud ; mais sur le versant nord il se réduit à une frange côtière ne dépassant guère 200 m. Il est rapporté ici à une série de l'Oléo-Lentisque, séparée en un niveau inférieur à Caroubier et un niveau supérieur à Myrte. Toutes les caractéristiques thermophiles s'y trouvent : *Ceratonia siliqua, Olea oleaster, Chamaerops humilis, Nerium oleander, Euphorbia dendroides, Prasium majus, Inula viscosa*. Son étude est difficile en raison de la pression humaine et de la fragmentation des groupements, mais les stades de dégradation sont bien reconnaissables, du maquis dense aux pelouses rases avec *Asphodelus microcarpus* et *Urginea maritima*. Pourtant la garrigue à *Euphoria dendroides*, si typique de cet étage ailleurs et même jusqu au littoral des Alpes-maritimes, manque ici et l'Euphorbe n'est présente que dans des falaises littorales : Cap de Garde (sur micaschiste), Anse de l'Oued el Begrat (sur gneiss).

A signaler dans cette dernière station :

- une flore psammophile littorale relativement riche (43 espèces) en dépit de la fréquentation ;
- au-dessus, en amphithéâtre et sur une hauteur de 150 à 200 m, un peuplement dense et presque monospécifique de *Genista numidica*

L'Oléo-Lentisque se retrouve localement, sous forme de digitations ou d'enclaves consécutives au défrichement, dans la base de la Suberaie à Lentisque.

L'étage mésoméditerranéen est le domaine du Chêne-liège. Il occupe la plus grande partie du massif et atteint les crêtes sommitales. Il a été divisé en deux séries, du Chêne-liège et du Pin maritime, en suivant l'avis de SCHOENENBERGER qui considère en Tunisie les peuplements de ce Pin comme climaciques. Ici le Pin forme des îlots dispersés dans la Subéraie, purs en versant nord, mélanges de chêne exposition sud. Mais la strate arbustive est identique et l'auteur paraît considérer finalement la pinède seulement comme un plésioclimax, au sens de GAUSSEN.

En raison de son amplitude altitudinale, la formation du Chêne liège peut être séparée en deux niveaux, qui ont été également distingués en Tunisie:

1) La chênaie à Lentisque entre (300)-400 et 550 m en versant sud, descendant par endroits jusqu'à la côte au nord. L'abondance du Myrte caractérise bien ce niveau, infiltré même de quelques thermoméditerranéennes (*Chamaerops, Prasium, Teucrium fruticans*). DEBAZAC rattache effectivement ce groupement à l'Oleo-Ceratonion, et ailleurs comme en Provence cristalline il a été reconnu que la Subéraie se trouve à cheval sur les deux étages.

2) La chênaie à *Cytisus triflorus*. C'est la forme optimale de la Suberaie. Sous forme de futaie dense, elle contient des arbres imposants, atteignant jusqu'à 4 m de circonférence. Le sous-bois arbustif est pauvre ; en revanche *Pteridium aquilinum* forme des nappes étendues. Dans les zones plus sèches ou à sol moins profond, la forêt est plus claire, sur maquis bien développé dont *Erica arborea* est une constante. Divers faciès sont distingués, dépendant essentiellement des conditions de sol : à *Viburnum tinus*, à *Erica scoparia*, à *Erica multiflora*, à *Phillyrea angustifolia*, ainsi que des groupements herbacés. A ce niveau appartiennent les faciès mixtes à Pin maritime mentionnés plus haut ; les faciès à Chêne zéen sont traités avec l'étage suivant.

L'étage supraméditerranéen n'est représenté que par sa base ; il forme ici la « série du Chêne zéen ». Bien qu'il soit peu développé dans l'Edough, son étude est cependant très instructive. On sait en effet que la formation à Chêne zéen (*Quercus faginea ssp. mubeckii*), localement avec le Chêne Afarès, est le vicariant en Afrique du Nord des forêts de chênes caducifoliés européennes et notamment de la formation à Chêne pubescent du sud de l'Europe. L'aire du zéen couvre la partie méditerranéenne du Maghreb et de l'Espagne ; en Algérie, il occupe 65 000 ha, dans les montagnes humides du nord-est essentiellement, où cette formation a été étudiée précédemment par QUEZEL et par DEBAZAC.

Dans l'Edough, la série du zéen est développée entre 600 et 950 m ; mais des dégitations, pures ou mélangées de Chêne-liège, descendent dans les vallons jusqu'à 300 m.

Plusieurs groupements ont été distingués.

a) La forêt de Chêne zéen proprement dite, futaie élevée, (jusqu'à 20 à 30 m), avec une densité de couvert qui réduit beaucoup le sous-bois ; le sol est relativement humide, profond, à horizon humifère épais de 20-40 cm. *Cerasus avium* est présent ; *Quercus afares* semble possible mais n'a pas été observé. Le tableau de relevés indique que ce groupement appartient bien déjà à l'étage supramediterranéen, les espèces méditerranéennes proprement dites étant minoritaires.

b) Un faciès à *Castanea sativa*, en versant nord ou dans les parties les plus humides. Ce serait la seule localité de Châtaignier en Algérie. Sa spontanéité y est discutée, bien qu'il soit dans des stations difficiles d'accès et qu'il régénère bien.

c) Un faciès mixte où la Chênaie caducifoliée s'intrique avec la Subéraie à Cytise, formant soit un niveau de transition soit des indentation. L'équilibre entre les deux espèces est instable ; le Chêne-liège est favorisé par sa plasticité écologique et le zéen par sa résistance au feu.

d) Des stations ripicoles de Chêne zéen, dans les vallons frais des étages inférieurs.

Les groupements a et b forment indiscutablement la base d'un étage supraméditerranéen ; le groupement c appartient au sommet du mésoméditerranéen. LOISEL *et al.* (1986) ont observé de leur côté cette dualité et séparent les associations à Chêne zéen en deux groupes rattachés respectivement aux deux classes *Quercetea pubescenits* et *Quercetea ilicis*.

La végétation azonale comprend d'une part les formations littorales mentionnées plus haut à propos du thermoméditerranéen, et d'autre part la végétation ripicole. Les alluvions qui entaillent

le massif juxtaposent sur une courte distance trois groupements correspondant sensiblement aux trois étages :

- à *Nerium oleander* (Launer-Rose) et *Tamarix africana* au-dessous de 100 m d'altitude;
- à *Populus alba*, *Fraxinus ormus* et *Ulmus campestris*, dans l'étage mésoméditerranéen inférieur, jusque vers 300 m ;
- à *Alnus glutinosa*, dans la partie supérieure, surtout en versant nord L'Aune est ici à la limite sud de son aire géographique. La transition entre les deux derniers groupements est très progressive.

La carte de la végétation correspond à la totalité de la feuille Seradi 1/25 000 et représente 170 km². Les levés de terrain ont été complétés par des photographies aériennes à même échelle Les conventions de couleurs, de trames et de signes sont celles du système GAUSSEN.

Bibliographie de 120 titres : Le principal intérêt de ce travail est de donner une étude intégrée d'un secteur représentatif du domaine côtier qui s'étend le long des côtes de l'Algérie orientale et de la Tunisie du nord, sur 350 km environ, et dont la végétation n'avait fait l'objet jusqu'ici, hormis une cartographie schématique au millionième, que d'études portant sur des groupements végétaux séparés. C'est aussi le premier essai de cartographie écologique à échelle détaillée réalisé en Algérie orientale.

Daniel SAUVARD. — **Capacités de multiplication de *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera : Scolytidae) selon la densité d'attaque et diverses caracteristiques de l'arbre.** Thèse de Biologie Animale Université d'Orléans-La Source. Soutenue le 19 décembre 1988. — JURY : M. Jean LÉVIEUX, Professeur, Président, M. François LIEUTIER, Docteur ès Sciences, et M. Jean-Claude QUENTIN, Professeur, Rapporteurs, M. Pierre CASSIER, Professeur, et M Michel BUFFET, Ingénieur du GREF, Examinateurs. 130 pages.

L'effet de la densité d'attaque sur la fécondité de *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera : Scolytidae) a été étudié en conditions contrôlées et en extérieur. Des densités croissantes (12,5 à 1600 femelles / m²) ont été testées en pratiquant des installations forcées, pour la première ponte et les pontes successives après réémergence des femelles (générations-soeurs).

L'augmentation de la densité d'attaque se traduit par une diminution de la longueur moyenne des galeries et du nombre d'œufs qui lui est corrélé. Cette décroissance est cependant insuffisante pour empêcher une forte augmentation de la ponte totale par unité de surface d'écorce. Il en résulte une compétition de plus en plus drastique entre les larves, et une augmentation de leur mortalité : quasi-nulle en très faible densité, elle devient presque totale en très forte densité. Les variations de la ponte et de la mortalité larvaire se compensent approximativement, si bien que le nombre d'insectes-fils par unité de surface d'écorce reste à peu près constant pour une large gamme de densités, correspondant à celles couramment observées *in natura* ; il est plus réduit en très faible et en très forte densité, du fait respectivement du faible nombre d'œufs et de la très faible survie des larves.

La taille et le poids des insectes-fils diminuent quand la densité augmente. Chez cette espèce cependant, la taille des femelles ne semble pas influencer leur ponte, sans doute parce qu'une importante alimentation imaginale a lieu avant la reproduction en dehors du site de développement.

Une fois fécondées, les femelles effectuent en moyenne deux pontes successives pendant le printemps et l'été (nous en avons observé jusqu'à 8). L'importance des pontes et de la descendance n'apparaît pas modifiée lors de ces différentes générations-sœurs, au moins jusqu'en fin juillet ; en revanche, pendant cette période, de plus en plus de femelles refusent de creuser une galerie

Une part importante de la variabilité des capacités de multiplication de *T. piniperda* n'est pas expliquée par les effets de la densité et des générations-sœurs. Pour essayer de la comprendre, nous avons étudié la « qualité » du liber des rondins d'élevage en prenant en compte les glucides, les protéines, les monoterpènes et la présence de champignons

Les protéines ne semblent jouer aucun rôle dans la démographie de *T. piniperda*. Par contre, les quantités de glucides présentent une faible corrélation positive avec l'importance de la ponte des femelles et le taux de survie des larves. Les concentrations de plusieurs monoterpènes, α-pinène, camphène et surtout deux autres molécules qui restent à identifier, sont également corrélées aux capacités de multiplication du Scolyte Enfin, certains résultats suggèrent qu'un champignon saprophyte courant, *Trichoderma* (*viride* ?), pourrait jouer un rôle important dans la démographie de *T piniperda*, soit directement, soit en modifiant les réponses de l'insecte aux caractéristiques chimiques du rondin d'élevage

Henri SANDOZ. — **Recherches taxonomiques, biogéographiques et phytoécologiques sur les principaux Conifères subalpins des Alpes : Mélèze d'Europe, Pin cembro, Pin à crochets et Pin mugho. Études de terrain centrées sur les Alpes-Maritimes et Ligures (région du Parc National du Mercantour).** Thèse de Doctorat d'État ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III (Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 13), 12 Mai 1987. — JURY : MM. M. BARBERO, A. BAUDIERE, P. GENSAC, R NEGRE, P. OZENDA, A. PONS, P. QUEZEL. 650 pages.

Thème des recherches

Les recherches très sommairement présentées ici, ont eu pour objectif majeur, dès leur entreprise, d'arriver à une meilleure connaissance biologique et écologique des principaux Conifères de l'étage subalpin des Alpes en particulier et des écosystèmes qu'ils constituent : Mélèze d'Europe (*Larix europaea* ; DC. = *Larix decidua* Mill.), Pin cembro (*Pinus cembra* L.), Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond) et Pin mugho (*Pinus mughus* Scopoli). La finalité pratique primordiale de ces recherches est, bien sûr, de parvenir à une véritable reforestation des hautes régions alpestres.

Cadre des recherches

C'est dans la terminaison sud-occidentale de la chaîne des Alpes, plus exactement dans la haute chaîne des Alpes-Maritimes et Ligures, que les recherches de terrain ont été effectuées. Dans ce secteur particulièrement privilégié des Alpes, en effet, les différentes essences étudiées sont rassemblées, de façon tout à fait exceptionnelle, dans des groupements végétaux caractéristiques. Bien évidemment, des missions extérieures dans les différentes autres parties des Alpes ont été nécessaires pour avoir une vue d'ensemble des problèmes abordés et pour pouvoir tirer de ces recherches des conclusions d'ordre plus général

Recherches phytoécologiques générales

Le premier travail à accomplir fut de réaliser une prospection détaillée des peuplements des Conifères étudiés. Pour cela, au lieu d'utiliser la méthode phytosociologique classique, c'est une méthode spéciale dite des « groupes écologiques », beaucoup

mieux adaptée à l'objectif des recherches entreprises, qui a été employée ici : les espèces de même écologie ou d'écologie très voisine sont réunies en « groupes écologiques », si bien que les relevés de végétation expriment, à la fois, l'analyse floristique et l'analyse écologique des groupements. Vingt-six groupements végétaux ont été finement décrits et, pour chacun d'eux, un spectre floristico-écologique a été dessiné. Ce spectre donne une image synthétique de la réalité observée sur le terrain : d'emblée, on peut constater l'importance relative de chaque groupe écologique au sein du groupement qu'il figure. De faciles comparaisons entre les divers groupements sont ainsi possibles. Les groupements sylvatiques à Mélèze, à Pin cembro, à Pin à crochets et à Pin mugho ont été particulièrement étudiés, surtout les Mélèzeins pour lesquels ont été mises en évidence les différentes étapes conduisant de la colonisation des sols vierges aux formations forestières qui représentent les stades terminaux de leur évolution temporelle.

Une très large place a toujours été accordée à la dynamique de la végétation et, dans cette optique, son Passé a bien sûr été pris en considération, tout comme le problème de la régénération des différents groupements sylvatiques.

L'analyse phytoécologique a permis, en outre, pour mieux cerner encore le tempérament du Mélèze, du Pin cembro, du Pin à crochets et du Pin mugho, de choisir 13 stations-types - toutes situées entre 2000 m et 2300 m d'altitude - dans lesquelles ont été poursuivies des recherches fines dans divers domaines et, en particulier, en écologie.

Recherches microclimatiques

Divers paramètres microclimatiques ont été étudiés : température et humidité relative de l'air ambiant, température et humidité disponible du sol.

L'évolution, au cours de la période de végétation, des différents paramètres microclimatiques a été figurée sous forme de graphiques. Des conclusions fort instructives ont pu être tirées de ces recherches, comme vont le montrer, très brièvement exposées, celles concernant le facteur température pris pour exemple.

Du point de vue de la température de l'air, on a pu se rendre compte de la rudesse des conditions qui règnent à la station de la Rhodoraie extrasylvatique (Cirque de l'Enfer, 2300 m d'altitude : station 13). Rien d'étonnant, alors, à ce qu'elles s'opposent à l'implantation *ex abrupto* d'une essence, serait-ce même le Pin à crochets si réputé pour sa résistance au froid, comme en témoigne d'ailleurs sa propre station du Vallon de Salèse (station 8 : 2050 m) à peine un peu plus favorisée thermiquement. Le Pin mugho du Mont Agnellino (station 10 : 2190 m) se montre, lui aussi, bien résistant aux sévères températures de l'air ambiant. Les stations du Mélèze (station 1 : 2110 m et station 4 : 2120 m) et du Pin cembro (station 7 : 2100 m) présentent des profils thermiques reflétant des conditions qui, tout en étant parfois très sévères, paraissent, finalement, moins drastiques. Le Pin mugho du Boréon (station 12 : 2030 m) est exposé à des amplitudes journalières de température parfois fort élevées le soumettant à des situations de stress particulièrement redoutables pour les organismes vivants et seule sa remarquable plasticité écologique lui permet d'y résister.

Du point de vue de la température du sol, on doit souligner qu'elle constitue, pour nos diverses stations, un paramètre microclimatique particulièrement discriminant. C'est le sol de la Rhodoraie extrasylvatique qui offre le bilan thermique le plus déficient, ce qui constitue un obstacle supplémentaire, et d'une extrême importance, pour l'installation d'une essence dans cette station. Le sol de la station du Pin mugho du Mont Agnellino présente aussi un profil thermique manifestement peu favorisé, de même que celui du Pin à crochets du Vallon de Salèse où les conditions de température sont très médiocres. Encore sévères pour le Pin mugho du Boréon dont le sol offre des amplitudes journalières fort élevées, elles s'améliorent pour la station du Mélèze du Haut Vallon de la Minière et encore plus pour le Pin cembro et le Mélèze du Haut Vallon de Salèse. C'est le sol du Mélèze (Salèse) qui, finalement, paraît posséder le meilleur bilan du point de vue de la température, bien que le profil thermique soit relativement irrégulier et que les amplitudes journalières soient parfois fortes.

Recherches pédologiques

Parallèlement aux autres recherches, une vaste prospection pédologique a été entreprise : 31 profils de sols particulièrement intéressants ont été retenus. Pour 29 profils, la représentation à même échelle d'une coupe longitudinale montre bien la variation spatiale de la composition granulométrique de l'horizon de surface jusqu'à la roche-mère. Cette figuration permet d'effectuer de faciles confrontations entre les différents sols

Puis, une fructueuse comparaison de la texture des différents horizons homologues des sols étudiés a été effectuée en plaçant les divers points correspondants sur le triangle des textures. Pour les horizons de surface, par exemple, les sols colonisés par le Mélèze ont une texture sablo-limoneuse ; ils sont très riches en sables. A l'opposé, ceux qui se rapportent au Pin mugho ont des textures plus riches en limons (du sol limono-sableux au sol limoneux très fin) ; le Pin cembro peut se rencontrer sur un sol riche en sables, mais il semble affectionner les textures limono-sableuses. Le Pin à crochets occupe plusieurs plages du diagramme des textures, ce qui exprime la variabilité de la composition granulométrique.

La comparaison des teneurs en sables (sables grossiers et sables totaux) et en limons des divers groupes de profils caractéristiques des différentes essences a permis de dégager des critères distinctifs pour chacun d'eux. A titre d'exemple, indiquons que les sols du Mélèze présentent une grande richesse en sables (surtout en sables grossiers) et une pauvreté relative en limons (au moins dans les horizons supérieurs), alors que les sols du Pin mugho offrent généralement (au moins en surface) un taux de sables grossiers moins important que pour les autres essences et un taux de limons souvent assez élevé.

Les recherches pédologiques ont, en outre, permis de découvrir deux indices nouveaux caractérisant les potentialités d'aération et de perméabilité des sols peu argileux : l'indice global des potentialités d'aération et de perméabilité du sol ou Igpap et l'indice restreint des potentialités d'aération et de perméabilité du sol ou Irpap. La valeur de ces indices se situe très généralement entre 0 et 10. Plus la valeur de ces indices est élevée, plus les potentialités d'aération et de perméabilité du sol sont grandes et, inversement, plus cette valeur est basse, plus les chances d'avoir affaire à un sol asphyxiant et impemméable sont fortes

Concernant l'Igpap, par exemple, on constate que les sols sur lesquels prospère le Mélèze présentent un indice toujours élevé : cette essence affectionne donc des sols dont les potentialités d'aération et de perméabilité sont importantes et ceci explique bien le fait fréquemment observé que le Mélèze est un colonisateur avide de sols neufs ou remaniés. Les sols du Pin mugho offrent, surtout pour les horizons supérieurs un Igpap dont la valeur est généralement peu élevée : ce Pin peut donc supporter des conditions de mauvaise aération et de mauvaise perméabilité du sol. Il se distingue nettement, en cela, du Mélèze

L'intérêt pratique, pour la reforestation, de la connaissance des valeurs caractéristiques les plus favorables pour les diverses essences forestières des indices de potentialités d'aération et de perméabilité du sol (Igpap et Irpap) est évident : la détermination de ces indices pour un sol à reforester permet,

alors, de faire le choix le plus judicieux de l'essence à y implanter (dans la mesure, bien sûr, où les autres paramètres écologiques ne lui sont pas néfastes).

Recherches taxonomiques

L'existence dans l'étage subalpin des Alpes-Maritimes et Ligures d'un Pin nain mal défini, lorsque ces études furent entreprises, a conduit à effectuer des recherches historiques, taxonomiques et chorologiques sur les principaux taxons du complexe des Pins dits « de montagne »

Concernant les recherches taxonomiques, après récolte sur le terrain de nombreux échantillons prélevés en France, en Italie, en Suisse et en Autriche et examen des riches collections de 17 des plus grands herbiers européens, une étude originale morpho-anatomique des feuilles aciculaires s'est révélée particulièrement fructueuse, les caractères des aiguilles étant moins variables que ceux des cônes et les différences entre taxons plus marquées. 14 caractères foliaires ont été analysés et comparé statistiquement pour diverses populations.

L'ensemble de ce travail a abouti à de nombreuses conclusions dont certaines très pratiques comme, par exemple, la proposition d'une nouvelle clé de détermination des principaux taxons des Pins dits « de montagne » avec une nomenclature plus fiable évitant en particulier, de regrettables méprises en foresterie.

Du point de vue de la parenté des principaux taxons de ces Pins, une hypothèse sur leur phylogénie a été soutenue : les deux grandes espèces actuelles, l'une d'origine orienta-alpienne ou carpathique, le Pin mugho, et l'autre d'origine oriento-pyrénéenne le Pin à crochets, dériveraient d'un ancêtre commun Paléogène, le Pin de montagne. L'invasion des Alpes par le Pin à crochets a permis, par suite de l'interfécondité entre les taxons congénères et par le jeu de l'hybridation introgressive, la naissance de taxons nouveaux, ce qui rend la situation présente très complexe tout en expliquant la gamme étendue de ports que l'on observe dans la séquence des Pins qui relie les deux espèces originelles.

Conclusion

Les nombreux travaux poursuivis depuis de longues années ont apporté des réponses à de multiples questions dans des domaines très divers. Mais, en outre, ils ouvrent de très larges perspectives pour de nouvelles recherches et une collaboration scientifique avec des laboratoires spécialisés s'avère de plus en plus nécessaire, tant les secteurs d'intérêt sont variés

Les progrès réalisés dans la connaissance des diverses essences forestières subalpines et des écosystèmes qu'elles constituent doivent permettre à tous ceux qui s'occupent des problèmes forestiers alpins de parvenir à une véritable reforestation des hautes régions alpestres grandement dégradées par les activités anthropozoogènes millénaires. Cette reforestation ne peut qu'être favorable à la Nature tout entière et à l'Homme en particulier.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Institut de Recherche sur les Grands Mammifères

Centre de Recherche agronomique de Toulouse
Chemin de Borderouge - Auzeville-Tolosane
31326 Castanet-Tolosan Cedex

ONGULÉS/ UNGULATES 91

TOULOUSE - FRANCE
2-6 septembre 1991

UNIVERSITÉ PAUL SABATIER - TOULOUSE III
Centre de Recherche en Biologie du Comportement
118 route de Narbonne - 31062 Toulouse cedex

Secrétariat :
Symposium Ongulés/Ungulates 91
INRA-IRGM B P. 27
31326 Castanet-Tolosan cedex - France

ANALYSES D'OUVRAGES

D. BOULARD. — **Guerre et paix dans le règne végétal.** Un volume 336 pages, paru en 1990. Collection Ellipses, Edition Marketing, Paris, 170 Frs.

Le titre provocateur du livre « GUERRE et PAIX dans le RÈGNE VÉGÉTAL est à l'image du style du contenu : très souvent, les descriptions des faits biologiques appartenant au monde du vivant végétal ou animal, sont faites à l'aide d'un vocabulaire quelque peu anthropomorphique qui, à la longue, peut fatiguer le lecteur Pourtant, combien est passionnant le sujet et combien sont riches les exemples ! Dans ce domaine des plantes en relation avec leur biosphère, (comme le souligne l'auteur) il n'existait pas, du moins en langue française, de livre si l'on excepte la monographie consacrée aux mycorrhizes, parue en 1968. par ce même auteur

Ici, toutes les relations sont passées en revue, les positives, les négatives, les ambigues. L'auteur assure tout d'abord, un bref appel des définitions des divers végétaux, de leur classification, de leurs aptitudes générales et surtout de leur possibilité de sécréter des substances dans trois types de territoires différents: 1- Rhizosphère. 2 Phyllosphère. 3 - Spermosphère. Le règne animal fait également l'objet d'un survol général.

En effet, les deux premières parties qui traitent des conflits et du mutualisme situent les faits souvent à l'interface des plantes et des animaux. Dans le cadre de la compétition, les animaux peuvent être parasites ou prédateurs ; ils peuvent aussi être attaqués ; il n'en reste pas moins que les competitions jouent beaucoup entre plantes elle mêmes, pour l'occupation du territoire, aérien ou dans le sol par l'intermédiaire des sécrétions de substances chimiques (allelopathie) et par le parasitisme sous toutes ses formes, les bactérioses et les mycoses étant les plus nombreuses.

La deuxième partie sur le mutualisme ou « la Paix constructive dans ses formes lâches » qui devrait, comme le souligne l'auteur, nous réconforter, sera moins riche d'exemples (40 pages), la pollinisation par les animaux et la dispersion des graines par zoochorie représentant des interfaces particulièrement spectaculaires

Par contre, il consacre ensuite 320 pages (la moitié du livre) aux exemples de symbiose étroite, terme réservé aux relations de synergie entre végétaux. Qui ne connaît les recherches sur l'identité des plastes et des mitochondries (organismes procaryotiques installés en symbiontes permanents, phagocytés dans des cellules de Eucaryotes) ? Qui ne connaît l'identité des lichens, issus de deux « biontes », algue et champignon, associés en symbiose vraie ? Mais l'auteur nous fait découvrir l'historique de la recherche à leur sujet et nous montre leur intérêt dans divers domaines comme, par exemple, la cartographie de la pollution en raison de leur sensibilité extrême. Enfin, c'est dans le domaine des associations entre microorganismes fixateurs de l'azote atmosphérique et plantes supérieures, ainsi que dans celui de la symbiose fungique chez nombre de végétaux, que l'auteur nous dresse un tableau très optimiste du règne végétal, avec des réserves bien sûr, car plus on analyse les interactions complexes et plus grande semble être notre ignorance !

Tout au long du livre, le souci de l'auteur est de mettre en pratique les connaissances acquises, pour le praticien horticole ou agricole. Avec de nombreux exemples, il montre les applications possibles grâce à la lutte biologique ou à l'introduction (l'inoculation) de micro-organismes synergistes. Très souvent aussi, il montre la fragilité des équilibres et inversement, comment une situation de parasitisme peut être redressée par l'action d'un symbionte lâche qui interfère sur le parasite.

La particularité de ce livre est d'avoir rassemblé et classé, en positif / négatif, la multitude des interactions, connues à ce jour, d'un végétal avec son environnement vivant. Ce livre plaira aux écologistes, avec une note restrictive quant à l'absence fâcheuse d'une partie de la bibliographe (faite dans le style « grand public », avec seulement quelques références à chaque chapitre). Ce livre passionnera les cultivateurs de plantes et devrait plaider pour le développement des cultures mixtes (plusieurs espèces en mélange, plusieurs cultivars, parfois même plusieurs formes biologiques), systèmes qui utilisent les associations culturales bénéfiques dans l'espace et dans le temps.

A. HLADIK

R, BENOIT M., DEFONTAINES J.-P., DURU M., LAFARGE M., LANGLET A., et OSTY P.-L. — **Le fait technique en agronomie**. L'Harmattan éd., Paris, 1989. 184 p.

On pourrait se demander pourquoi ce livre dont le sous titre est « activité agricole, concepts et méthodes d'étude » mérite une analyse dans ce bulletin

Mais dès le premier chapitre les auteurs, se plaçant dans le courant de pensée initié par HENIN, définissent l'agronomie comme une « écologie appliquée à l'agriculture et à l'aménagement du territoire ». Quant au fait technique, sujet de l'ouvrage, il est considéré comme une charnière entre « le milieu physique et le milieu socio-économique » ; ce qui soulève évidemment la question du rôle des acteurs dans l'intelligibilité des faits techniques

Les agrosystèmes ne sont jamais que des écosystèmes et ils peuvent apporter dans la compréhension de ces derniers la même aide que les animaux domestiques et les plantes cultivées avaient offerte à DARWIN dans la compréhension de l'évolution. Ils forment un immense réservoir de processus contrôlables et d'hypothèses explicatives réfutables

On trouvera en cours de route des définitions et des commentaires éclairants sur toute une série de notions mal connues en dehors des agronomes, telles que · itinéraires techniques, pratiques de gestion, systèmes de culture, système fourrager, système d'éle-

vage, système de production, système agraire... Cette accumulation de termes systémiques n'est pas le fait du hasard, et tous ceux qui s'intéressent au fonctionnement d'un système complexe trouveront dans ces pages des « modèles » d'approches qui pourraient les inspirer par analogie dans leurs propres recherches.
Ce qui est commun à la problématique sous-tendue par ce livre et celle d'une écologie générale, c'est le souci spatio-temporel permanent ; c'est la parcelle, l'exploitation, la saison, l'année etc., d'où des questions ou des commentaires qui confirment la parenté des démarches : on s'interroge sur les états des systèmes, on parle d'échelles, de conditions de reproduction, de mise en valeur de l'espace ou de sa gestion, d'analyse du paysage, et de façon plus méthodologique de diagnostic, d'enquêtes, d'expérimentations et de leurs rapports.
Les auteurs abordent donc des problèmes d'intérêt général, tels que les niveaux d'organisation, l'assurance de l'identique et du différent dans la reproduction d'un système, et des questions méthodologiques fondamentales dans l'étude d'un système complexe, telles que: formulation de la question posée, point de vue, modèle, échantillon, mesure, expériences disponibles.
On peut faire partir les critiques de l'examen de la bibliographie. Sur 170 références le quart est réservé aux auteurs eux mêmes, ce qui est beaucoup, mais peut servir d'introduction utile aux lecteurs qui ne seraient pas familiers avec les soucis de l'agronomie contemporaine. Le cinquième au moins de ces références (thèses exclues) concerne de la littérature grise, c'est-à-dire non publiée autrement que sous forme de rapports confidentiels. Enfin 95 % des articles cités sont d'origine strictement agronomique, de par leurs auteurs comme de par les revues qui les accueillent. Et ce ne sont pas les quelques références-paravent empruntées à C. BERNARD, à BERTALANFFY, à JACOB ou à PIAGET qui peuvent faire illusion. C'est très dommage par ce que :
1 - les idées et les opinions provenant de l'agronomie et celles provenant de l'écologie générale convergent très largement, les exemples de l'une pourraient éclairer l'autre, et toute confrontation serait profitable
2 - certaines définitions sont dépassées comme celles de système par BERTALANFFY ou celle de modèle par WALLISER ; d'autres ne sont pas attribuées à leurs auteurs, la notion de système quasi-isolé remonte au moins au mathématicien polonais GRENIEWSKI...
Si j'insiste sur l'intérêt que les écologues auraient à lire un tel livre, et sur l'intérêt que les agronomes auraient à le replacer dans le mouvement général des idées écologiques, c'est qu'on a besoin de théoriser pour avancer et qu'il y a actuellement un énorme effort des agronomes dans ce sens. En outre leurs constructions émergent de l'analyse des pratiques agricoles et acceptent la complexité des systèmes réels, si bien que leur valeur méthodologique n'est pas seulement relative aux objets étudiés par les auteurs, mais conduit le lecteur, quelle que soit sa discipline, à réfléchir sur ses propres recherches.
C'est bien entendu le mérite que je voulais souligner de cet ouvrage.

J.-M LEGAY

Annual Review of Ecology and Systematics. — Volume 21, 1990. Un volume, 589 pages. Prix : 45 dollars. ISBN : 0-8243-1421-2.

Ce volume renferme vingt cinq mises au point, accompagnées d'une bibliographie exhaustive qui intéresseront les écologistes de toutes spécialités. Voici les titres de ces mises au point :
J. MAYNARD SMITH : The evolution of Prokaryotes.
S. A. FRANK : Sex allocation theory for birds and mammals.
W. E. DUELLMAN, E. R. PIANKA : Biogeography of nocturnal insectivores : historical events and ecological filters.
D. H. ERWIN : The end-permian mass extinction
C. J. PLANTE, P. A. JUMARS, J. A. BARGSS : Digestive associations between marine detritivores and bacteria.
F. C. JAMES, C. E. MCCULLOCH : Multivariate analysis in ecology and systematic : panacea or Pandora's box ?
F. A. BAZZAZ : The response of natural ecosystems to the rising global CO_2 levels
M. MIYAMOTO, M. GOODMAN : ONA sytematics and evolution of Primates
W. H. WILSON : Competition and predation in marine soft-sediment communities.
J. JAENIKE : Host specialization in phytophagous insects.
K. CLAY : Fungal endophytes of grasses.
F. J. ROHLF : Morphometrics
G. V. LAUDER : Functional morphology and systematics : studying functional patterns in an historical context
W. G. EBERHARD : Function and phylogeny of spider webs.
D. E. DYKHUIZEN : Experimental studies of natural selection in bacteria.
K. S. BAWA : Plant-pollinator interactions in tropical rain forests
F. S. CHAPIN, E. D. SCHULTZ, H. A. MOONEY : The ecology and economics of storage in plants.
M. JOHNSON, M. S. GAINES : Evolution of dispersal : theoretical models and empirical tests using birds and mammals.
S. I. ROTHSTEIN : A model system for coevolution : avian brood parasitism.
P. W. SIGNOR : The geologic history of diversity.
D. P. MINDELL, R. L. HONEYCUTT : Ribosomal RNA in Vertebrates : evolution and phylogenetic applications.

R.DAJOZ

Annual Review of Entomology. — Volume 36, 1991. Un volume, 703 pages. Prix : 45 $. ISBN : 0-8243-0136-6.

Ce volume renferme des articles qui traitent en grande partie de l'écologie des insectes ou d'entomologie appliquée. En voici les titres :
A. L. DEVONSHIRE, L. M. FIELD : Gene amplification and insecticide resistance.
E. HAUKIOJA : Induction of defenses in trees.
G. P. WALDBAUER, S. FRIEDMAN : Self-selection of optimal diets by insects.
J. N. THOMPSON, O. PELLMYR : Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera.
J. A. LASOTA, R. A. DYBAS : Avermectins, a novel class of compounds : implications for use in arthropod pest control
H. M. T. HOKKANEN : Trap cropping in pest management.
M. F. BOWEN : The sensory physiology of host-seeking behavior in mosquitoes.
E. LVINE, H. O. SADEGHI : Management of Diabroticite rootworms in corn.
E. KUNO : Sampling and analysis of insect populations.
F. GOULD : Arthropod behavior and the efficacity of plant protectants.
D. A. POTTER, S. K. BRAMAN : Ecology and management of turfgrass insects
J. N. MCNEIL : Behavioral ecology of pheromone-mediated communication in moths and its importance in the use of pheromone traps.
F. G. HOWARTH : Environmental impacts of classical biological control
H. A. HESPENHEIDE : Bionomics of leaf-mining insects.
D. A. ANDOW : Vegetational diversity and arthropod population response.

C. P. OHMART, P. B. EDWARDS : Insect herbivory on Eucalyptus.
G. R. NEEDHAM, P. D. TEEL : Off-host physiological ecology of Ixodid ticks.

R.DAJOZ

Annual Review of phytopatology. — Volume 28, 1990. Un volume 493 pages Prix : 45 $. ISBN : 0-8243-1328-3.

Ce volume renferme trois articles qui traitent de l'histoire de la phytopathologie ; puis une série de mises au point sur divers agents phytopathogènes : bactéries, virus, nématodes. Il contient également des articles qui traitent des relations entre les plantes et les agents pathogènes et les quatre suivants qui sont plus particulièrement écologiques :
D. E. AYLOR : The role of intermittent wind in the dispersal of fungal pathogens.
S. NAGARAAN, D. V. SINGH : Long-distance dispersion of rust pathogens.
B. HAU : Analytic moed models of plant disease in a changing environment.
P. B. ADAMS : The potential of Mycoparasites for biological control of plant diseases.

R DAJOZ

J. A. WIENS. — **The ecology of bird communtie**. Volume I : *Foundations and patterns*. Un volume XIV + 539 pages, prix : 50 £. Volume 2 : *Processes and variations*. Un volume XII + 316 pages, prix : 35 £. Cambridge University Press, 1989. ISBN : 0-521-26030-2 et 0-521-36558-9

Les oiseaux représentent un groupe zoologique qui a été très étudié au point de vue écologique et à partir duquel de nombreuses idées théoriques ont été élaborées. Il était intéressant de résumer et synthétiser ces travaux et de montrer quelle a été leur importance dans le développement historique de l'écologie. L'indication du sommaire des deux volumes montrera quels sont les sujets traités.
Volume I. The foundation of avian community ecology.
The patterns of avian communities : numbers of species and their abundances ; niche theory and guilds ; ecomorphological patterns of communities ; distributional patterns of species ; habitat distribution of species ; resources and their use ; density compensation and niche shifts ; convergence of species and communities ; bioenergetic approaches to communities ; a re-examination of the recent history of avian community ecology.
Volume 2. Interpreting community patterns : process hypotheses. Community variation in time and space : temporal variation of communities ; spatial patchiness snd scale.
Concluding comments : future directions in avian community ecology.

R.DAJOZ

A H. M. BRESSER W. SALOMONS (éditeurs). — **Acidic precipitation**. Volume 5 : International overview and assessment. Un volume relié XIX + 344 pages Springer éditeur, Berlin, 1990. Prix : 298 DM. ISBN : 0-387-97111-4.

Ce volume termine la série « Acidic precipitation » dont les quatre précédents volumes ont déjà été signalés dans le Bulletin d'Écologie. Il renferme une étude des pluies acides et de leurs conséquences dans divers pays : Canada, Japon, Autriche, Allemagne, Pays-Bas, URSS, Pologne, Italie, Suisse, Finlande, France (avec pour notre pays un aperçu des résultats du programme DEFORPA qui avait été lancé par le Ministère de l'environnement en 1983). L'ensemble de ces cinq volumes constitue une précieuse source de documentation sur un phénomène dont les conséquences écologiques risquent d'être considérables tout au moins dans certains pays. Rappelons que, tout au moins selon les travaux réalisés en France, le dépérissement des forêts serait le résultat d'une période de sécheresse dont les conséquences auraient été amplifiées par les pluies acides et peut être par des pics dans la concentration SO_2 en hiver

R.DAJOZ

B. HOLDOBLER, E. O. WILSON. **The ants.** — Un volume XIII + 732 pages, 1000 figures, 24 planches de photos en couleurs. Springer éditeur, Berlin, 1990. Prix : 19 DM. ISBN : 3-540-52092-9.

Cet impressionnant volume (au format 24 x 30 centimètres) représente une somme de nos connaissances sur les fourmis Ces insectes qui constituent de 10 à 15 % de la biomasse animale terrestre sont le groupe animal dominant. Un hectare de forêt amazonienne renferme plus de 8 millions de fourmis. Ces insectes sont aussi remarquables par leur vie sociale complexe dont l'étude permet la découverte de phénomènes biologiques du plus grand intérêt. Les deux auteurs de ce livre sont bien connus pour leurs nombreux travaux sur les fourmis (le premier E. O. WILSON étant en outre bien connu pour ses remarquables ouvrages : *The insect societies*, 1971, *Sociobiology, the new synthesis*, 1975, *The theory of island biogeography*, 1967 avec R. H. MAC ARTHUR).
Le chapitre introductif rappelle l'importance des fourmis, en particulier au point de vue écologique. Un autre chapitre expose les données générales de morphologie nécessaires et traite de la classification en descendant jusqu'au genre (avec des clés de détermination et une illustration qui seront très utiles). Les chapitres suivants exposent les divers aspect de la biologie des fourmis : cycle de vie de la colonie ; origine des castes ; odeur de la colonie et reconnaissance des individus ; biologie des reines ; la communication (phéromones, trophallaxie…) ; la division du travail ; la recherche de la nourriture et la régulation des populations ; les relations interspécifiques et les myrmécophiles ; la symbiose avec les plantes. Des chapitres sont consacrés à des formes particulières de fourmis : les espèces moissonneuses, les *Atta*, les *Eciton* et les Dorylines. Un dernier chapitre expose « comment étudier les fourmis » et donne de précieux conseils. L'illustration est abondante et somptueuse , la bibliographie considérable (67 pages) et véritablement multilingue. Voici un livre qui devra trouver sa place dans la bibliothèque de tout entomologiste et de tout écologiste qui s'intéresse à l'écologie des insectes.

W. J BELL. — **Searching behaviour. The behavioural ecology of finding resources**. Un volume relié XII + 358 pages. Chapman & Hall, London, 1991. Prix : 35 £. ISBN : 0-412-2921-6.

Les recherches en écologie du comportement se multiplient. Les mécanismes qui interviennent dans la recherche des ressources telles que la nourriture ou les lieux de reproduction ont été particulièrement analysés à l'aide de théories telles que celle de l'optimal foraging. Dans ce livre sont réunies et résumées les recherches sur ce sujet effectuées sur des animaux très divers allant des Protozoaires aux Vertébrés. C'est ce qui en fait l'intérêt de même que le recours à de multiples disciplines, écologie mais aussi physiologie et génétique pour interpréter les phénomènes comportementaux.

R .DAJOZ

P. MONAGHAN, D. WOOD-GUSH (éditeurs). — **Managing the behaviour of animals.** Un volume relié 257 pages. Chapman Hall, London, 1990. Prix : 30 £. ISBN : 0-412-29980-1.

Ce livre expose comment on peut utiliser et « manipuler » le comportement des animaux pour en faciliter leur utilisation. Trois chapitres préliminaires exposent les notions théoriques indispensables sur le comportement de recherche alimentaire (foraging behaviour), sur le comportement social et sur les comportements qui sont liés a à la communication entre animaux. La deuxième partie montre comment il est possible de manipuler ces comportements pour augmenter la productivité des animaux d'élevage, en aquaculture et en agriculture. La troisième partie est consacré au maintien du bien être des animaux en captivité, soit en élevage, soit dans les zoos, soit chez les animaux de compagnie (chiens et chats). Voilà un livre original et passionnant à lire.

R DAJOZ

W. J. BAILEY. — **Acoustic behaviour of insects. An evolutionary perspective.** Un volume relié XV + 225 pages. Chapman Hall, London, 1991. Prix : 35 £. ISBN : 0-412-31980-2.

La communication acoustique est importante et originale chez les insectes. C'est ce que montre ce livre qui regroupe les travaux sur ce sujet en décrivant les organes émetteurs de sons, les organes récepteurs, leur physiologie, et qui met en évidence la diversité des comportements liés aux émissions sonores ainsi que leur évolution. Les plus curieux de ces comportements sont sans doute ceux qui permettent de détecter et d'éviter les prédateurs. Cette synthèse très complète sera utile comme source de documentation, bien au courant des travaux les plus récents.

R.DAJOZ

P. FERRON, J. MISSONNIER, B. MAUCHAMP (éditeurs). — ***Régulation des cycles saisonniers chez les invertébrés.*** Un volume 270 pages. Collection « les colloques de l'INRA » n°52. Éditions de l'INRA, Paris 199. Prix : 135 francs. ISSN : 0293-1915.

Les populations d'Invertébrés sont contrôlées par divers facteurs parmi lesquels les cycles saisonniers jouent un rôle important. La connaissance de ces cycles et de leur déterminisme est utile au point de vue théorique et pratique. Le développement récent de certaines biotechnologies comme celles qui permettent la production en masse d'insectes auxiliaires en lutte biologique est tributaire de la maîtrise des phénomènes qui règlent l'entre en diapause de ces organismes. Ce volume réunit des communications qui ont été présentées à un colloque organisé par l'INRA et le Groupe d'Étude des Rythmes Biologiques. Les divers sujets traités sont regroupés sous sept rubriques : méthodologie ; adaptations aux conditions naturelles (en climat tempéré et en climat tropical) ; polymorphisme ; variabilité du déterminisme du cycle (au sein d'une population et selon les régions géographiques) ; photopériodisme ; perception des rythmes circadiens ; physiologie et écolphysiologie. Ce sommaire montre tout l'intérêt de ces communications pour un écologiste.

R DAJOZ

R. CALVET (éditeur). — **Nitrates, agriculture, eau.** Un volume relié, 576 pages. Editions de l'INRA, Paris, 1990. Prix : 250 francs. ISBN : 2-7380-0284-6?.

Un colloque international organisé par l'INRA s'est tenu sur ce sujet fin 1990. Comme il est écrit dans l'introduction, « les nitrates et les conséquences de leur présence ne constituent certes pas un problème nouveau ». Mais leur présence actuelle en quantités importantes dans les sols et dans l'eau, et les conditions agronomiques et sociologiques de notre époque en ont fait un problème d'actualité qui préoccupe beaucoup d'écologistes et qui explique la tenue du colloque d'où ce livre tire son origine. Les nombreuses communications présentes sont toutes intéressantes et il n'est pas possible de les résumer ici. Chaque lecteur intéressé pourra faire son choix. Pércisons seulement que 4 sections ont été distinguées :

Section 1 : les aspects économiques,

Section 2 : approche qualitative du cycle biogéochimique de l'azote,

Section 3 : systèmes de culture, systèmes d'élevage et de gestion de l'azote,

Section 4 : utilisation de l'espace rural, gestion de l'azote et qualité des eaux. Comme on peut le constater ce livre sera lu avec intérêt par tous ceux que l'écologie et les questions de pollution intéressent. Les articles sont en Français ou en Anglais.

R DAJOZ

P W PRICE, T M. LEVINSOHN, T. BENSON (diteurs). — ***Plant-animal interactions. Evolutionary ecology in pical and temperate regions.*** Un Volume relié XIV + 639 pages, Wiley interscience éditeur, Chichester et New-York, 1991. Prix : 97, 35 £ ISBN : 0-471-50927-X.

Ce livre résulte d'un colloque sur l'écologie des herbivores des régions tropicales qui s'est tenu au Brésil. Un des buts étant une analyse comparée des systèmes écologiques des régions tropicales et tempérées, en focalisant l'attention sur les interactions plantes-animaux. Le résultat est un livre très intéressant, riche de données récentes ou même originales, qui mérite de figurer dans la bibliothèque de tout écologiste. L'introduction historique rappelle que l'écologie, si elle est née dans les régions tempérées, doit beaucoup aux observations faites dans les régions tropicales par des naturalistes de talent. La première partie présente des comparaisons entre régions tropicales et tempérées. Ces comparaisons portent sur la nature des substances défensives des végétaux, sur les richesses spécifiques et les relations entre la taille, l'abondance et le nombre des espèces, sur les espèces gallicoles et leur diversité. La deuxième partie traite des diverses relations de type mutualiste entre plantes et animaux. La troisième partie est consacrée aux relations de type antagoniste. La quatrième partie présente quelques uns des nombreux cas connus de relations Lépidoptères/végétaux. La cinquième partie traite de la spécificité des herbivores et de ses causes, avec des exemples chez les insectes, les Mammifères, et le curieux cas d'association entre des Fleurs, des Oiseaux mouches et des Acariens. La sixième et dernière partie est consacrée à l'examen de la structure des communautés dans les écosystèmes naturels et dans les agroécosystèmes des régions tropicales.

R.DAJOZ

B. HANISCH, E. KILZ. — **Reconnaitre les dommages forestiers. Épicéa et Pin.** Un volume relié 334 pages, 234 photos en couleurs. Eugen Ulmer, Stuttgart, 1990 Prix : 48 DM. ISBN : 3-8001-3308-3.

Cet ouvrage présente la particularité d'être trilingue : le texte et les légendes des photos sont en allemand, anglais et français. Comme l'indique son titre il est destiné à permettre l'identification des dommages causés aux arbres. Une introduction présente les deux essences, l'Épicéa et le Pin sylvestre au point de vue morphologique, génétique, écologique et biogéographique. Puis la partie principale présente les divers symptômes du dépérissement forestier, qu'ils soient dûs à des facteurs abiotiques (pollution, gel, grêle...) ou biotiques (champignons, bactéries, insectes). Chaque dégât est décrit grâce à un texte plus ou moins important, et avec une ou plusieurs photos en couleurs commentée. Il existe une bibliographie et un glossaire trilingue des termes techniques. Cet ouvrage qui a été édité à l'initiative de la Commission des Communautés Européennes sera utile à tous ceux, forestiers, écologistes ou simples curieux qui s'intéressent à la vie de la forêt. Sa documentation iconographique apparaît comme excellente et bien souvent originale

R DAJOZ

C. CROCQ. — **Le Casse-noix moucheté** *(Nucifraga caryocatactes).* Un Volume 326 pages, nombreuses photos. Lechevalier R. Chabaud éditeur, Paris, 1990. ISBN : 2-87749-018-1.

Selon une note liminaire des éditeurs, le but de la collection intitulée « Monographies ornithologiques » dans laquelle paraît ce livre sur le Casse-noix est de publier des ouvrages d'une qualité semblable à ceux qui existent dans d'autres pays. Si l'on en juge par ce premier volume, le pari et tenu. En effet cette monographie est remarquable. Le casse-noix est un oiseau de la famille des Corvidés qui présente la particularité remarquable de vivre presque en symbiose avec un arbre puisqu'il est totalement inféodé, pour son alimentation au Pin arole dans les Alpes (et au Noisetier dans le Jura et les Vosges). Fruit de plusieurs années d'observations soutenues sur le terrain et d'une étude critique de toute la bibliographie, ce livre traite de tous les aspects de la biologie du Casse-noix : systématique et répartition géographique, biologie de la reproduction, éco-éthologie de l'alimentation, interrelation du Casse-noix et de l'Arolle, mémoire et orientation. Un court chapitre est consacré au Casse-noix de Clark, vicariant dans les Montagnes Rocheuses du Casse-noix européen. Cette monographie est constamment soutenue par une illustration abondante et démonstrative et par de nombreux schémas. Livre à recommander non seulement aux ornithologistes mais aussi à tous les naturalistes.

R. DAJOZ

R. A. DAY. **How to write and publish a scientific paper.** — Third edition. Un volume 211 pages, Cambridge University Press, 1989. Prix : 8,50 £. ISBN : 0-521-36760-3

Ce livre est un succès comme le montre le fait que trois éditions ont vu le jour en peu d'années. Il répond sans doute à un besoin, et complètera utilement les quelques indications que les lecteurs du Bulletin d'Écologie ont pu lire dans un précédent fascicule. On trouve dans ce livre des conseils sur l'art de rédiger un article destiné à une revue scientifique : comment choisir le titre, comment rédiger l'abstract, comment présenter les diverses parties du mémoire, comment présenter la discussion. Mais aussi quelles sont les fautes de grammaire à éviter, comment préparer un poster, et encore comment satisfaire ce que l'on peut bien appeler, parfois, les « manies » de certains responsables de revues en ce qui concerne la présentation des manuscrits qui peut changer d'une revue à l'autre. L'auteur fait remarquer avec humour : « *I expect the editor to accept all my papers, accept them as they are submitted, and publish them promptly. I also expect him to scrutinize all other papers with the utmost care, especially those of my competitors* ». A une époque où les revues de « prestige » dans lesquelles il est nécessaire de publier sont toutes anglophones, la lecture de ce livre se révélera utile.

R.DAJOZ

M. NICHOLSON. — **The new environmental age.** Un volume 232 pages, Cambridge University Press, 1990. Prix : 995 £. ISBN : 0-521-37992-X

Le nom de Max NICHOLSON est lié à l'histoire du mouvement conservationniste britannique et international dans la période de l'après-guerre. Cela le rendait particulièrement compétent pour écrire cette histoire et apporter ainsi des documents de première main. Après avoir présenté dans un chapitre d'introduction l'état de la planète telle qu'elle est de nos jours et quelques exemples d'atteintes graves à l'environnement, NICHOLSON décrit l'histoire du mouvement conservationniste depuis ses origines. Il nous offre aussi une galerie de portraits de quelques pionniers. Il termine en décrivant les organisations actuelles de protection de la nature, leurs moyens d'actions, les résultats obtenus. Le dernier chapitre propose quelques lignes d'action essentielles, compte tenu de nos connaissances actuelles. Il s'agit sans doute d'une des meilleures histoires du mouvement conservationniste qui existe actuellement.

R.DAJOZ

P. CRIMBLECOMBE, C. PFISTER (éditeurs). — **The silent countdown. Essays in European environmental history.** Un volume relié 265 pages, Springer éditeur, Berlin, 1990. Prix . 128 DM. ISBN : 3-540-51790-1.

Ce livre qui présente l'intérêt d'avoir été rédigé par des écologistes et des historiens, explore les relations entre les sociétés et leur environnement depuis le Moyen-Age jusqu'à nos jours. Tous les articles sont intéressants. Citons en particulier :

The early loss of ecological stability in an agrarian region.

Aspects of historical soil erosion in Western Europe Natural environment and human settlement over the Central European Lowland in the 13th Century.

Air pollution in York 1850-1900.

The Ruhr Basin 1850-1980 : a case of large-scale environmental pollution.

The evolution of environmental sensitivity 1750-1950.

The obscure problems : rationalization, power and the discovery of environmental problems.

Ces divers articles montrent comment les peuples ont réagi très tôt face à la destruction de leur environnement.

Ils représentent un aspect historique de l'écologie encore peu connu mais très intéressant

R DAJOZ

N. TINBERGEN. **Social behaviour in animals.** — Un Volume 150 pages, Chapman & Hall 1990. Prix : ? ISBN : 0-412-36920-6.

Il s'agit de la réédition sous la forme de photocopies d'un classique des études sur le comportement que l'on relira toujours avec profit.

R.DAJOZ

M. JACKSON, B. V. FORD LLOYD, M. L PARRY. — **Climatic change and plant genetic resources.** Un volume relié 190 pages, Belhaven Press, London 1990. Prix : 27,50 £. ISBN : 1-85293-102-7.

Les changements climatiques que l'effet de serre risque de produire avec une élévation de la température du globe peuvent avoir des conséquences sur la diversité biologique et en particulier entraîner l'élimination de certains génotypes de plantes cultivées ou de plantes sauvages qui pourraient être intéressantes pour l'homme. Dans ce livre un certain nombre de scientifiques essaient de prévoir ces conséquences et en conclusion tentent de répondre à la question : « *Can genetic resources cope with global warming ?* » Si l'effet de serre entraîne d'ici l'an 2050 une élévation de température de l'ordre de 3°C il est temps de commencer à rechercher de nouveaux génotypes de plantes cultivées qui pourront s'adapter à ces nouvelles conditions de vie

R DAJOZ

J. COLLIGNON. — **Écologie et biologie marines. Introduction à l'halieutique.** Un Volume XI + 298 pages, Masson éditeur, 1991. Prix : 220 francs. ISBN : 2-225-82254-9.

Cet ouvrage a été rédigé pour des « ingénieurs en halieutique » mais il est également intéressant pour les étudiants et les biologistes car il résume sous un faible volume beaucoup de données d'océanographie biologique. La première partie intitulée « les écosystèmes et leurs peuplements » expose d'une façon claire diverses notions : les facteurs écologiques du milieu marin ; des généralités sur le milieu pélagique et les méthodes d'étude du plancton ; une étude des principaux groupes du phytoplancton et du zooplancton ; une description des peuplements planctoniques ; une étude du necton ; une étude du milieu benthique et de ses principales biocénoses. La deuxième partie est consacrée à la production biologique marine. Elle est classique dans sa forme mais bien à jour et l'importance de ces connaissances pour la pêche est soulignée.

R DAJOZ

M. BOUCHÉ. — **Écologie opérationnelle assistée par ordinateur.** Un volume relié 572 pages, Masson éditeurs, 1990. Prix : 530 francs. ISBN : 2-225-82183-6.

Ce volumineux ouvrage, préfacé par F. DI CASTRI, est dû à notre collègue M. BOUCHÉ. Il renferme nombre d'idées originales souvent critiques sur l'écologie et divers domaines scientifiques voisins. La thèse essentielle qui est développée est la suivante : jusqu'ici l'écologie était spécialisée et focalisée sur des démarches ponctuelles. L'absence d'outils de synthèse rendait impossible toute généralisation. Aujourd'hui les développements de l'intelligence artificielle et les possibilités des ordinateurs permettent de faire de l'écologie un outil « opérationnel » qui l'autorisera à intervenir efficacement dans la gestion du patrimoine naturel. Mais ceci ne peut se faire que par une remise en cause des méthodes de travail de l'écologiste, afin de transformer véritablement l'écologie en une « science globale ». Le livre de M. BOUCHÉ est trop original pour pouvoir être résumé en quelques lignes. Nous ne pouvons que recommander sa lecture qui sera certainement enrichissante pour tous.

R.DAJOZ

R. G. H. BUNCE, D. C. HOWARD. — **Species dispersal in agricultural habitats.** Un Volume 288 pages, Belhaven Press, London, 1990. Prix : 33, 5 £. ISBN : 1 85293-076-4

Le thème principal de ce livre est l'étude des processus par lesquels les animaux et les végétaux se dispersent et colonisent de nouveaux milieux. Ces mécanismes de dispersion sont variés et complexes. Ils sont décrits dans le premier chapitre. Les autres chapitres sont consacrés aux méthodes de dispersion et de colonisation adoptées par diverses espèces animales et végétales, essentiellement dans des régions cultivées (surtout en Grande-Bretagne mais aussi en France) caractérisées par une grande fragmentation des écosystèmes et souvent par la rareté ou même l'absence de corridors assurant des possibilités de déplacements. Les conséquences de ces études pour l'aménagement du milieu et le maintien de la biodiversité sont soulignées

R.DAJOZ

E.A. BERNAYS (éditeur). — **Insect-Plant interactions.** Volume I. Un volume relié 164, pages, CRC Press, Florida, 1989. ISBN : 0-8493-4121-3

Deux volumes sont prévus sur ce sujet très actuel des relations entre les insectes et les plantes. Le premier volume renferme cinq articles de synthèse. Le premier article (*On the role of microbial symbiotes in herbivorous insects*) analyse le rôle des endosymbiotes chez les insectes herbivores. Environ 10 % des espèces d'insectes hébergent des symbiotes intracellulaires (le plus souvent des bactéries). Ces symbiotes fournissent des enzymes qui aident l'insecte à digérer les polysaccharides qui sont généralement rebelles à l'hydrolyse par les enzymes des animaux. Ces endosymbiotes pourraient être l'origine de la formation chez les insectes de biotypes nouveaux capables de surmonter les défenses des plantes, comme cela a été suggéré dans le cas de certains pucerons. Le deuxième article (*The relative importance of Vertebrates and Invertebrates herbivores in plant population dynamics*) énumère les caractéristiques qui distinguent les Invertébrés herbivores (surtout des insectes) et les Vertébrés herbivores (des Mammifères) et leurs conséquences en ce qui concerne l'intensité des pressions de sélection et l'évolution des réactions de défense des plantes La conclusion est que "vertebrates herbivores have a substantially greater impact on plant population dynamics and community structure than invertebrates, even in forest communities where the main canopy defoliators tend to be invertebrates". Le troisième article (*Air pollution and insect herbivores : observed interactions and possible mechanisms*) est une étude des conséquences de la pollution atmosphérique sur les insectes herbivores. « There is strong evidence of chanes in insect herbivory induced by air pollution but the understanding of the ecological significance of such changes is still limited. Hardly anything is known about the effects on plant ane ecosystem productivity ». Le quatrième article (*Extrinsic factors influencing production of secondary metabolites in plants*) étudie la production de composés secondaires par les végétaux et leur rôle aussi bien pour la plante que pour les insectes herbivores. Le dernier article est consacré à l'étude de l'impact des insectes défoliateurs sur la physiologie de la plante et en particulier sur la photosynthèse.

R.DAJOZ

J. GLINSKI, J. LIPIEC. — **Soil physical conditions and plant roots.** Un volume relié 250 pages, CRS Press éditeur, Florida, et Wolfe Publishing London, 1990. ISBN : 0-8493-6498-1.

Il s'agit d'une mise au point sur les questions qui intéressent l'étude des relations entre les propriétés des sols et les racines des plantes. L'accroissement des recherches sur ce sujet et les applications qu'elles ont eues rendaient cette mise au point utile. Les auteurs commencent par présenter les caractéristiques du sol qui ont une action sur les racines ; puis la porpholoie, l'anatomie et les fonctions de ces racines. Ils traitent ensuite de la rhizosphère (sous le titre « soil-root interface ») puis de l'influence du sol sur les racines et, réciproquement, des racines sur le sol. Ils terminent par un aperçu des méthodes modernes d'étude des racines. Voilà un ouvrage qui intéressera les écologistes, les pédologues, les agronomes et les botanistes

R DAJOZ

A. BOUDOU, F RIBEYRE (éditeurs). — **Aquatic ecotoxicology : fundamental concepts and methodologies.** Volume I. Un volume 328 pages, CRC Press Florida et Wolfe Publishing, London, 1989. ISBN :0-8493-4828-5.

Les deux éditeurs de ce livre sont bien connus pour leurs recherches effectuées à l'Université de Bordeaux et qui se rapportent à l'écotoxicogie en milieu aquatique, et en particulier sur les processus de bioaccumulation analysés dans des chaines trophiques expremantales au laboratoire. Les diverses contributions de ce premier volume (deux volumes sont prévus) sont consacrés à diverses questions de pollution et d'écotoxicolgie en milieu aquatique. La première partie expose divers concepts généraux : écosystème rivière et écosystème lacustre, concepts fondamentaux de l'écotoxicologie aquatique. La deuxième partie est consacrée à l'analyse chimique des substances toxiques qui sont souvent à l'état de traces et sous des formes particulières (le chapitre 5 expose en particulier le problème de la spéciation chimique des métaux à l'état de traces). La troisième partie présente divers cas concrets d'analyses écotoxicologiques dans les eaux douces. Ce premier volume représente une excellente synthèse sur un problème important d'écologie. Le second volume devrait bientôt paraître.

R DAJOZ

L. FRIDAY, R. LASKEY (éditeurs). — **The fragile environnement**. Un volume relié 198 pages, Cambridge University Press, 1989. Prix : 12, 95 £. ISBN : 0-521-36337-3.

Ce livre contient un ensemble de 8 conférences sur des sujets d'écologie. Les titres sont les suivants :
The changing human impact ;
The future of forests ;
Attitudes to animals ;
How many species ? ;
Famue ;
Exhaustible resources ;
Changing climates ;
Observing earth's environment from space.

H. A. MOONEY, G. BERNARDI (éditeurs). — **Introduction of genetically modified organisms into the environment.** Un volume relié 201 pages, John WILEY & Sons éditeur, X Chichester et New-York, 1990. ISBN : 0-471-92677-9

Ce livre traite d'un sujet important : quelles sont les conséquences de la libération d'organismes ayant subi des manipulations génétiques dans notre environnement ? Les mesures de protection nécéssaires pour la faune et la flore naturelles et pour la santé humaine sont présentées et discutées. Les auteurs montrent que sans une étude approfondie des impacts écologique éventuels, une libération d'organismes génétiquement modifiés ne peut être envisagée. Les articles de ce livre sont issus d'un colloque qui a réuni, pour une discussion, des écologistes et de biologistes molécularistes. La préface rappelle que "the attempts st dialogue between ecologists and molecular biologists had not been highly successful", ce qui permet de penser que l'importance des diagnostics écologiques dans toute modification du milieu n'a pas encore été comprise par tous. Les nombreux cas concrets qui sont présentés rendent ce livre très intéréssant.

R DAJOZ

A A. MYERS, P S. GILLER (éditeurs). — **Anatical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions**. Un volume 578 pages, Chapman Hall éditeur, London, 1990. Prix : 17,95 £. ISBN : 0-412-40050-2.

Ce traité de biogéographie est résolument moderne et les concepts y sont clairement exposés. L'aspect écologique de beaucoup de sujets apparaît nettement. On note en particulier les chapitres intitulés « species diversity » et « relationship of species number to area distance and other variables » où les questions relatives à la biodiversité sont amplement exposées. Il existe aussi un important chapitre sur l'endémisme, les chapitres sur l'adaptation, la spéciation, l'extinction. La notion de refuge est exposée essentiellement à partir des connaissances sur les refuges existant en Amérique du sud. Enfin la biogéographie phylogénétique, la biogéographie cladistique, la panbiogéographie font l'objet d'amples développements. Ce livre de biogéographie est certainement l'un des plus moderne qui existe actuellement.

R DAJOZ

R. H. TAMARIN, R. S. OSTFELD, S. R. PUGH, G. BUJALSKA. — **Social systems and population cycles in voles**. Un volume relié, 228 pages, Birkhäuser éditeur, Bâle, 1990. Prix : 58 francs suisses. ISBN : 3 7643-2437-6.

Les rongeurs Microtinés (campagnols et lemmings) ont été très étudiés en raison de leurs fluctuations d'abondance remarquable qui ont souvent une périodicité régulière de l'ordre de 3 à 5 ans, et aussi en raison de leur rôle économique car ils peuvent être dans certains cas des ravageurs importants. Il n'y a pas encore d'accord général pour expliquer ces fluctuations d'abondance mais il semble bien que les relations de type "social" entre les individus jouent un rôle important, peut être fondamental. Un colloque qui s'est tenu en 1989 a tenté de faire le point sur ce sujet. Dans ce livre sont réunis divers articles . Les quatre premiers exposent des notions générales comme le rôle de la reconnaissance de parenté (kin recognition) dans le comportement des Microtinés. La deuxième partie présente diverses études particulières sur des espèces des genres *Microtus*, *Clethrionomys* et *Arvicola*. La conclusion que l'on peut tirer est qu'une meilleure connaissance des systèmes sociaux chez les Microtinés est indispensable pour comprendre la démographie de ces animaux, et peut être même de tous les animaux qui possèdent un comportement social élaboré.

R.DAJOZ

K LÜNING. **Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology.** Un volume relié 527 pages, Wiley Interscience, Chichester et New York, 1990. Prix : 70, 5 £. ISBN : 0-471-62434-9.

Contrairement à beaucoup des traités d'algologie où l'accent est mis sur l'étude morphologique, systématique et sur la description des divers cycles de développement, ce livre est orienté vers l'écologie et l'écophysiologie et c'est ce qui en fait l'intérêt pour un écologiste. La première partie est consacrée à l'étude de la distribution géographique et verticale des algues marines et des facteurs qui règlent leur répartition dans les différents « étages » de la zone littorale. La deuxième partie traite de l'écophysiologie et plus particulièrement des facteurs suivants : la lumière, la température, la salinité et les autres facteurs abiotiques, les facteurs biotiques et la productivité des algues. Un dernier chapitre traite des usages divers des algues marines. Il s'agit d'une importante source de documentation pour tout ce qui concerne l'écologie (au sens large) des algues marines.

R.DAJOZ

K WOHRMANN S. K. JAIN (éditeurs). **Population biology. Ecological and evolutionary viewpoints** Un volume relié 456 pages, Springer éditeur, Berlin 1990. ISBN : 3-540-50802-3.

Sous ce titre sont réunis divers articles qui traitent de l'écologie et de la génétique des populations, sous un angle évolutif. En voici les titres :

Genetic variations : prerequisite and consequence of evolution.
Natural selection : measures and modes.
Mating systems and evolutionary genetics.
Population structure and process in evolution.
Genetic diversity and the ecology of asexual populations
Variation and selection in plant population.
Patterns of species divergence and genti generic theories of speciation.
The evolution of life histories
The methods of genetical ecology applied to the study of evolutionary change.
In search of optima : equilibrium models of phenotypic evolution
Coevolution at two trophic levels.
Evolution and competition.
Evolution and mutualism

R DAJOZ

François TERRASSON. — **La peur de la nature.** Un volume de 192 pages, 28 photos en couleurs et 20 dessins. Ed. Sang de la terre, Paris. Prix : 159 F.

« Un voyage au plus profond de notre inconscient pour trouver les vraies causes de la destruction de la nature », une introspection des mentalités qui recouvre avec poésie et humour une analyse fine des rapports entre l'homme et la nature etc., et je pourrais m'arrêter là. Vous avez compris le sens du livre et des illustrations, touches de couleurs aussi fines que le livre est bien écrit. Pour intellectuels.

« Et voilà maintenant que, pour comprendre le rapport de l'homme et de la nature, il va falloir apprendre une langue étrangère », alors que l'émotion en est la base même, attractive ou répulsive. Les paysages ont une signification personnelle à chacun de nous, selon les modèles qui ont formé nos mentalités. Des patrons culturels ont été insinués en nous, dont nous sommes prisonniers. Notre mode de civilisation se méfie des émotions ; l'ordre humain actuel va à l'encontre de la nature qu'il veut recréer lui-même, aseptisée, artificialisée. Le naturel artificiel est roi, il n'est que de retarder les publicités : lessives, automobiles etc., qui prêchent pour la destruction de la nature en utilisant de belles images de paysages. Confusion, certes, mais où l'utilisation d'une nature, vide d'hommes, silencieuse, à des fins commerciales, fait appel à l'inconscient et aux mythes des citadins. En réalité, les rapports entre la nature sauvage et la société humaine sont antagonistes. Le monde organique fait peur : les marais dits nauséabonds, les forêts profondes sans auto et sans les bruits familiers de la civilisation, la nuit et sa vie, les bestioles effrayantes, le grouillement, donc le recyclage. De nombreux symboles figurent cette peur : monstres, farfadets, sorciers…

C'est pourquoi les architectes pratiquent le style glacial, avec des matériaux et des formes froides. Vous qui entrez dans leurs Beaubourgs de rêve, sortez de la nature définitivement : « vous êtes d'un monde sans organes ». Remettre de l'ordre dans une nature qui n'en a pas, n'est-ce pas aussi la philosophie des technocrates destructeurs. L'obsession des ingénieurs du génie rural contre les arbres et les haies, matérialisée par le remembrement, relève de la métaphysique : « le remembrement est d'abord une machine à introduire un changement culturel contre nature ». Et il est exact qu'il faudrait revoir tous ces films se présentant comme d'information, et montrant les habitants des bocages « croupissant dans leur arriération ». Je possède, personnellement, une image d'Épinal datant de 1936, dénommée « Fouilly-les-Morceles devient Remembreville » dont le ridicule naïf est significatif.

Et maintenant, les agriculteurs que les conseillers agricoles et les firmes commerciales ont « modernisés » ont pris la relève au bull-dozer. N'oublions pas, à l'inverse, la protection de la nature et ayons « des réserves sur les réserves », alors que la nature ordinaire disparaît à l'entour, sur les parcs alibis qui ceinturent la nature d'une couche de béton (routes, parkings, hôtels) pour touristes. J'ai aimé une illustration en couleurs qui représente l'autocar du Parc des sentiers de la nature ! Baliser et surbaliser les sites ne correspond-il pas à une peur d'avoir peur ? Tout cela est à méditer, au moment où la déprise rurale fait l'objet de tant d'attentions inquiétantes. Que deviendra la nature que nous connaissions ? espérons que sa puissance organique lui permettra une certaine résistance et que nous pourrons encore entendre quelques uns de nos technocrates déclarer qu'ils ont peur de la nature, la vraie, celle que les écologues tentent de connaître.

G. RICOU

VIE DE L'ÉCOLOGIE
SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

- Comptes-rendus
- Débat
- Tribune
- Informations

COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DU BUREAU DE LA FÉDÉRATION EUROPÉENNE D'ÉCOLOGIE

Le Bureau Exécutif est constitué de :

Président : J. BERRY (Grande-Bretagne),
Vice-Présidents : P. JOUVENTIN (France) & R. PAIVA (Portugal),
Secrétaire Général : P. ENCKELL (Suède),
Secrétaire Exécutif : P. GILLER (Irlande), R. BORNKAMM (Allemagne), K. GRODZINSKA (Pologne), P. NIENHUIS (Hollande), L. ROSSI (Italie).

Cette première réunion du bureau a eu lieu le 10 juin 1990 au laboratoire CNRS de Chizé. Les statuts et un budget prévisionnel[1] ont été mis au point et différents projets discutés : contacts avec les sociétés nationales et internationales, participation aux différents congrès, programme et organisation générale du Congrès de Marseille, concours pour un logo[2], mini bulletin avec annonce des congrès, brochure, mise en place de groupes de spécialistes, réseaux de laboratoires, écoles d'été... La prochaine réunion aura lieu en juin 1991.

(1) Nombre de membres de la « British Ecological Society » : 5000, Gesellschaft für Ökologie : 1800, Nordic Society « Oikos » : 800, Sté d'Écologie : 600, Oecologische Kring : 600, Societa Italiana di Ecologia : 500, Asociacion Española de Ecologia Terrestre : 500, GFÖ-DDR : 600, Association des Ecologistes Grecs : 100 (+ Roumanie : 150, Bulgarie :150, Tchécoslovaquie : 400, Hongrie 200, Pologne :100).

(2) Les propositions doivent être envoyées au Pr. ENCKELL, Dept. of Ecology, Lund University, Ecology Building, S-22362, LUND, SUEDE. Un prix sera attribué au gagnant.

COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DU CONSEIL DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE DU 26 septembre 1990

PRÉSENTS : M BARBAULT, Mme BELLAN, MM. BONIN, CANCELA DA FONSECA, CARTON, CORRE, DELPECH, Mme GARNIER-SILLAM, MM GUELORGUET, Mme JEANSON, MM. JOUVENTIN, JULVE, LAZARE, MAURIN, OZENDA
EXCUSÉS : Mme GIRARD, M. RIOUX
INVITE : M BLANDIN.

Le Président ouvre la séance à 13h30. Le Congrès Européen d'Écologie, organisé conjointement par la Fédération Européenne d'Écologie et la Société Française d'Écologie, est tout d'abord discuté dans ses modalités. Le problème du développement de l'écologie scientifique en France est ensuite débattu. Il est décidé en particulier que le Secrétaire Général organise à Paris une journée de prospective fin mars en invitant divers décideurs et rapporteurs à exposer en public leurs projets de politique scientifique dans notre discipline.

COMPTE-RENDU DES RÉUNIONS DU COMITE D'ORGANISATION DU CONGRÈS EUROPÉEN D'ÉCOLOGIE DES 25 ET 26 septembre 1990 AU MATIN

Le Comité d'Organisation du Congrès de 1992 est composé du Secrétaire Général et du Secrétaire Exécutif de la Fédération, de l'organisateur du précédent symposium (O. RAVERA) et d' E. MAHN (RFA), en présence de D. BELLAND et G. BONIN, membres du Comité Local d'Organisation. Il est présidé par P JOUVENTIN et s'est réuni au « Muséum de Paris ». Le résultat des décisions est résumé dans la première annonce officielle du Congrès qui se trouve insérée dans ce fascicule.

P.JOUVENTIN
Secrétaire Général de la Société d'Écologie
Directeur de l'U.P.R. 4701 du C.N.R.S.
79360 Villiers-en-Bois

DÉBAT

QUEL AVENIR POUR LE BULLETIN ET LA SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE ?

De l'avis unanime, la Journée de Prospective qui s'est déroulée le 20 mars au siège du C.N.R.S. a remporté un succès sans précédent par le nombre et la qualité des participants, tant orateurs que scientifiques du public. Même la grève des transports et les Assises de l'Eau qui avaient lieu le même jour n'ont pu y faire obstacle. Le débat de politique scientifique était le but affiché de cette Journée. Le Compte-Rendu (des exposés et des débats qui ont suivi) en conservera la trace. Il paraîtra avant cet été dans un volume spécial du Bulletin d'Ecologie qui devra être acquis séparément de l'abonnement (tarif spécial de 50 F pour souscription sur place aux participants et pour les membres de la Société). Dans les années à venir, cet ouvrage devrait constituer la référence en matière de politique scientifique. Mais, outre ce rôle fondamental, cette Journée a entraîné, sans qu'on l'ait recherché, un débat de fond sur l'avenir de la Société et du Bulletin qui s'est déroulé en particulier lors de l'Assemblée Générale qui a suivi. Pris un peu de court, les participants n'ont pu que confronter leurs positions. Pour aborder d'une manière plus réfléchie ce débat déterminant, nous publions trois des réactions spontanées de cette Journée qui paraissaient intéresser plus de monde que le seul Secrétaire Général auquel ces lettres étaient adressées. Je donnerai ensuite mon avis personnel pour lancer le débat qui pourra avoir lieu en Conseil ou en Assemblée Générale extraordinaire.

P. JOUVENTIN

LETTRE DE B. SAUGIER

J'ai été intéressé par le débat amorcé au colloque du 20 mars 1991 organisé par la Société française d'Écologie, sur les relations entre Écologie fondamentale et Écologie appliquée (ou finalisée). Pour permettre d'avancer dans ce débat, je souhaiterais qu'on puisse identifier clairement quelques thèmes de recherche appliquée nécessitant un changement dans les méthodes de l'Écologie fondamentale, telle qu'elle est actuellement pratiquée au CNRS ou enseignée dans les Universités françaises.

J.-C. Lefeuvre a cité pour EGPN le morcellement croissant des milieux qu obligé à repenser la biologie de la conservation et le maintien de la diversité. Je souhaiterais avoir des exemples concrets sur ce thème et sur d'autres montrant .

1 - qu'il y a un problème appliqué évident,

2 - que les méthodes d'analyse classiques sont en défaut,

3 - qu'on a les moyens de progresser dans ce domaine. Il me semble qu'à ces conditions l'argument de M Paoletti « le CNRS est fait pour la recherche fondamentale » tombe si l'on montre que les recherches appliquées peuvent entraîner des progrès dans la recherche de base

Ce pourrait être le rôle de la SFE que d'initier une réflexion sur quelques thèmes de ce type, dans de petits groupes où se retrouveraient des représentants de la recherche, de l'enseignement et des applications, avec une conclusion sous forme de débat ouvert. La réflexion menée au SAD (INRA) est intéressante mais manque encore de contact avec les Universitaires et d'un manque d'articles reconnus dans le monde scientifique. Je crois qu'on peut faire plus, et que ce serait le moment

LETTRE DE M. LEPAGE

En tant que membre de la Société Française d'Écologie, je tiens à vous faire part de l'intérêt que j'ai ressenti lors de la journée « prospective » que vous avez organisée hier au CNRS. Cela était dû à la qualité des orateurs que vous avez réussi à rassembler.

Mais, à l'écoute de l'Assemblée Générale qui a suivi, je mesure, hélas, le chemin qui reste à accomplir, si nous voulons que la Société d'Écologie soit vraiment représentative de la communauté scientifique française. Pour un auditeur attentif, le hiatus était flagrant entre les propos entendus au cours de la journée et les débats de l'AG

Je suis membre de la Société depuis de nombreuses années mais nombreux sont mes collègues qui n'en sont pas membres. On peut bien sûr leur en attribuer la responsabilité, mais on peut aussi s'interroger sur la capacité d'une Société Savante à rassembler une communauté scientifique et se demander pourquoi de nombreux écologistes français ignorent ou méprisent la Société d'Écologie

Tant que nous n'aurons pas une attitude réaliste sur ce probleme, aucune solution satisfaisante ne sera trouvée. Le dynamisme d'une Société passe avant tout par un examen clair et pragmatique de son bilan et de ses structures. Il ne s'agit pas d'un repli frileux sur soi-même, ou de pseudo-tentatives d'ouverture

Tant que l'ambition clairement affichée (dans les faits et non pas seulement dans les mots) ne sera pas de regrouper la majorité des écologistes (1000 à 2000 membres) et d'avoir une revue d'audience internationale, tout ce qui sera entrepris ne pourra valablement aboutir.

Cela nécessite d'abord un regroupement des Sociétés Savantes qui ont un thème touchant de près à l'Écologie (Écophysiologie,

Biogéographie..) sous la bannière de la Société d'Ecologie. La structure d'un tel ensemble serait à revoir: groupes thématiques, représentation de ces groupes au Conseil, liaison et indépendance des groupes

Ensuite, il faut une séparation claire et l'ambition pour la réaliser, entre un bulletin (qui pourrait être beaucoup plus étoffé : comptes-rendus de congrès, résumés de thèses, bref, toute la vie de l'Ecologie en France) et une revue qui soit digne de ce nom (c'est-à-dire d'audience internationale) Il ne me paraît pas y avoir d'obstacles majeurs à cette option . je veux dire d'obstacles matériels Mais il reste les obstacles « sentimentaux » et une certaine « frilosité » bien française

Pour dire les choses clairement, j'ai le sentiment (mais il ne s'agit là que d'une opinion personnelle) que rien ne s'opposerait a ce que, par exemple, la revue « Acta Œcologica » devienne l'organe officiel de la Société d'Ecologie Dans la mesure, bien sur, où la Société représenterait la communauté écologique française dans sa totalité.

Dans cette hypothèse, comme il a été dit en Assemblée, cela clarifierait les choses, en séparant les responsabilités (l'édition étant confiée à un éditeur et la sélection des manuscrits à un secrétaire de rédaction) et donnerait à la Société une audience internationale. On peut ensuite discuter à perte de vue sur les langues utilisées, mais cela est une question de détail La question primordiale est de faire connaître les travaux scientifiques français de valeur et d'assurer le renom de notre communauté à l'étranger. Tout le reste est bavardage

Je mesure l'ampleur de la tache qui vous incombe, en tant que Secrétaire Général, face aux développements que vous souhaitez pour la Société et face aux « pesanteurs » qui souvent freinent la démarche Je le mesure d'autant mieux que j'ai été durant 6 ans le secrétaire de la Section Française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux (bien que cette association d'environ 180 membres soit bien plus petite que la Société d'Écologie). A notre faible échelle, il s'était agi de trouver les moyens de mobiliser et de dynamiser notre communauté. Nous avons considéré, comme vous, qu'une ouverture sur l'espace européen était essentielle· nous organisons en août notre 1er congrès européen et Paris sera le lieu, en 1994, du Congrès International de l'Union. J'ajoute que la revue internationale « Insectes Sociaux » est l'organe officiel de l'Union Internationale.

Pour ce qui concerne l'apport de bonnes volontés au fonctionnement de la Société d'Ecologie, je ne vois guère, actuellement, comment m'y investir : je ne suis qu'un simple membre Dans le passé, j'ai participé à l'animation du Groupe « Écologie du Sol » en organisant (avec Paul TRÉHEN et Patrick LAVELLE) le Colloque de Paimpont. Mais ce groupe est maintenant en sommeil depuis le décès de M. LOSSAINT

Je profite de cette lettre pour vous informer que les écologistes tropicaux français ont décidé de créer un Réseau (SET = Systèmes Écologiques Tropicaux) dont j'ai accepté d'assumer - au moins pour un temps intérimaire - le secrétariat. Un courrier sera bientôt envoyé à notre communauté tropicale et je vous donnerai ultérieurement des informations sur la mise en place effective de ce réseau

LETTRE DE P. DELATTRE

Avec cette journée fertile en interventions et en informations et qui, on peut le souhaiter, sera source de réflexions et d'effets positifs pour notre discipline, nous vous devons également le règlement du problème posé par Françoise BUREL quant au fonctionnement du Groupe « Écologie du paysage ». Je vous remercie pour ces deux actions très différentes quant à leur ampleur mais toutes deux largement positives. Je me permets aussi de poursuivre rapidement la réflexion sur quelques unes des idées présentées aujourd'hui et dont la discussion vous appartiendra prochainement.

Au-delà du règlement matériel du problème posé par le Groupe « Écologie du paysage » que l'on peut juger comme mineur (le Groupe a su au demeurant fonctionner seul ces deux dernières années et faire preuve de son dynamisme et de son attractivité, en particulier à l'égard des jeunes), se pose semble-t-il le problème du développement même de la Société, de sa capacité à fédérer les multiples groupuscules qui gravitent autour de la discipline écologique, et, à en croire certaines affirmations précédentes (celle de Jean-Marie LEGAY en particulier) de sa capacité à susciter des réactions positives de la part des instituts de recherches. Sur ce dernier point et en dépit d'une certaine outrance, s'il est vrai que les instituts attendent effectivement des Sociétés Savantes qu'elles leur transmettent les opinions exprimées par ses membres (et par les personnes qui s'intéressent à leurs travaux et croient en leur utilité) ceci nous renvoie à la nécessité et à l'urgence de construire des sociétés fortes et représentatives avant d'espérer une réaction positive et durable de leur part. Les exercices précédents montrent qu'effectivement les instituts réagissent davantage aux pressions extérieures qu'aux aspirations de leurs chercheurs (avec raison d'ailleurs). Toutes les mesures susceptibles de retenir ou d'attirer vers la Société des acteurs supplémentaires et d'apporter une représentativité plus large ou un dynamisme plus grand, doivent donc être soigneusement réfléchies. Eviter les clivages dans la Société en facilitant la vie de groupes thématiques au sein de la Société va dans ce sens. Peut-être doit on aller plus loin et réfléchir, comme le proposait J A. RIOUX, à une fédération de sociétés d'écologie ayant chacune une certaine autonomie et éventuellement même leur personnalité. Le développement de la Société d'Écologie est sans doute à ce prix. Il permettrait de répondre notamment aux aspirations individualistes de la plupart d'entre nous (c'est un constat, regrettable certes, mais apparemment incontournable).

Pour avoir discuté avec plusieurs jeunes chercheurs déçus de leurs premiers contacts avec la Société d'Écologie je peux témoigner que le fonctionnement actuel de la Société ainsi que la forme des discussions engagées au cours des séances les rebutent rapidement et qu'un effort dans leur direction est nécessaire

Le problème posé au cours de la séance par THIOLLAY sur la forme que devrait prendre le Bulletin de la Société n'est pas non plus neutre à cet égard Il me paraît, comme à lui, irréaliste de vouloir jouer sur plusieurs tableaux. Celui de la revue de niveau international n'est pas ou n'est plus jouable (s'il l'a été). Il ne correspond pas au rôle d'animation, d'information et de réflexion qui est logiquement attendu par les personnes attirées par la Société (je ne parle pas de celles qui sont adhérentes actuellement mais de celles qui s'en éloignent après les premiers contacts). Il ne reflète pas une image positive de la Société. Une revue plus proche, par sa forme, du Courrier de la Cellule Environnement de l'INRA ou du Bulletin du SRETIE, et des « assises » plus personnalisées me sembleraient mieux répondre à leur attente

Il est certain que le problème n'est pas mince à résoudre, que l'exemple des sociétés étrangères plus actives mérite d'être analysé et que des expériences nouvelles doivent être tentées L'époque est certainement favorable à ces expériences. La publication des réflexions présentées lors constitue une occasion de battage publicitaire que vous ne manquerez pas. Votre geste d'ouverture à l'égard de l'Écologie du paysage peut avoir des prolongements si ces facilités de fonctionnement sont offertes et inscrites dans des statuts rénovés (la prochaine réunion du Groupe « Écologie du paysage » aura lieu à Nancy. au CNEVA, et constitue une occasion différente de faire connaître la Société). D'autres mesures devront sans doute être engagées pour la promouvoir. Dans l'impossibilité actuelle d'apporter de mon temps à la Société ces propos ont un caractère gratuit que je déplore. Je vous fais part néanmoins de mes encouragements pour que soit bien négocié le tournant nécessaire à l'évolution de notre Société

Il semble, en effet, que cette Journée de Prospective ait servi de révélateur en faisant toucher du doigt le fait d'une part que la « malédiction » pesant sur l'écologie scientifique pouvait être levée et d'autre part que l'éparpillement des Sociétés Savantes comme des revues dites naturalistes était la cause principale de nos maux.
Ce constat de dispersion des efforts étant fait, la première suite logique a consisté pour beaucoup à appeler de leurs vœux une mutation de la Société Française d'Écologie qui, par son nombre d'adhérents (700) et par son dynamisme actuel (Journée de Prospective en 1991 & Congrès Européen en 1992), se trouve en effet bien placée pour rassembler les bonnes volontés et constituer ensuite un groupe de pression dont les décideurs devront tenir compte. Si l'on souhaite cet élargissement, le cadre actuel devient trop étroit et une structure élargie doit être mise en place par exemple sur le modèle de la British Ecological Society. Pour un pays de taille similaire au notre, cette Société regroupe en son sein 5000 membres représentant évidemment divers courants et même des pays satellites de langue anglaise qui n'ont pas encore de société d'Écologie constituée. La B.E.S accepte la constitution de groupes qui, chez nous, pourraient être « écologie du paysage » (plutôt qu'une sécession), « écologie tropicale » (plutôt que la constitution d'un nouveau groupuscule), « écophysiologie », « biogéographie » .. (plutôt que des mini-sociétés savantes qui sans être ennemies sont concurrentes au niveau des cotisations, de la mobilisation des énergies, des actions...).
Encore faut-il que l' expression de ces différentes sensibilités soit respectée et il me paraît que la structure fédérative s'y prête : tous ceux qui, dans le sein de la Société d'Écologie, souhaitent constituer un sous-groupe thématique devraient pouvoir non seulement le faire mais, dans la mesure où le sous-groupe est important, être représentés au sein du Conseil par leur Délégué qui pourrait, si nécessaire, demander des moyens financiers spécifiques pour l'organisation de manifestations ou d'éditions spécialisées. Ce débat est déjà à l'ordre du jour du Conseil de la Société d'Écologie et devrait être abordé dans les mois qui viennent.
La deuxième suite logique me paraît moins évidente. Il est vrai que beaucoup de grandes Sociétés disposent d'un organe scientifique indépendant en langue anglaise et d'un bulletin interne. « *Acta Œcologia* » vise déjà le niveau international en publiant en langue anglaise mais il me semble que, du fait de la spécificité de notre culture et de notre communauté, la place existe pour une deuxième revue, francophone et d'un bon niveau B, dans laquelle pourraient publier ceux qui ne visent pas l'audience internationale ou qui ne souhaitent pas rédiger dans une autre langue. Le Bulletin d'Écologie pourrait à la longue occuper complètement ce créneau mais il me semble que cette démarche doit être menée indépendamment de la Société avec un Comité Éditorial adapté et des finances équilibrées. Dans la mesure où la « niche écologique » qui vient d'être définie existe réellement et surtout où Patrick BLANDIN est prêt à s'investir dans cette aventure à long terme, il me semble qu'il faut le lui permettre et même le soutenir. Les relations entre Société d'Écologie et Bulletin d'Écologie peuvent être définies plus précisément et demeurer à bénéfice réciproque: les seules pages concernant la vie de la Société continueront à être financées par les cotisations qui pourraient être complétées par un abonnement au Bulletin proposé distinctement. En conclusion, les lignes qui précèdent n'engagent que moi et non l'ensemble de la Société d'Écologie. Elles ne sont destinées qu'à enrichir le débat de fond car nous nous trouvons cette année à la croisée des chemins.

Pierre JOUVENTIN
Secrétaire Général de la Société d'Écologie

TRIBUNE

POUR L'INSTAURATION DE L'ÉCOLOGIE

« Unter Oecologie verstehen wir die gesammte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle *Existenz-Bedingungen* rechnen konnen » (HAECKEL, 1866) qu'on peut traduire par :

« Nous entendons par Écologie la science globale des relations des organismes avec leur monde extérieur environnant dans lequel nous incluons, au sens large, toutes les conditions d'existence » (trad. BOUCHE, 1980).

Je noterai d'abord que je n'ai pu avoir aucune influence sur l'auteur mais que cette définition, à laquelle je me tiendrai, permet quelques constats :

1) L'écologie est une science (au plein sens du terme : lisez pour vous en convaincre un livre quelconque de E. HAECKEL).
2) Cette science a notamment trait aux organismes individuellement ou dans leur ensemble etc., mais elle n'a pas trait directement aux propriétés internes des organismes surtout étudiés hors leur « Aussenwelt ».
3) L'écologie étudie les relations des organismes avec leur monde extérieur environnant (leur milieu). Il y a symétrie. L'écologie porte autant sur les organismes que sur leur milieu, y compris ses composants non biologiques (solides : minéraux, poussière ; fluides, eau, air...) ; l'écologie n'est pas plus biologique que climatologique, pédologique, hydrologique...
4) L'écologie porte sur l'étude des organismes dans **leur** milieu. Toute transposition de ces êtres dans un microcosme (dispositif expérimental reconstitué) n'est qu'un modèle représentant l'idée que l'on se fait etc., mais doit être écovalidée (i. e. validée dans les systèmes réels) pour avoir un sens écologique.
5) L'écologie est une science **globale**, elle porte d'abord sur l'ensemble des conditions d'existence. Nos approches de spécialistes bornés (au sens mathématique évidemment !) sont inadéquates à son objet.
6) Organisme(s) et milieu sont envisagés dans leurs actions réciproques (relations). Nous sommes en présence d'un **ensemble** d'éléments dépendant les uns des autres et formant un tout organisé, c'est-à-dire un **système**.

Ce commentaire de texte liminaire, un peu longuet, est peut-être nécessaire. En tout cas, pour ma part, j'ai pris 12 ans pour trouver la définition originale. Il est vrai que je faisais confiance aux textes flous des « auteurs » avec leurs références, souvent fausses, et leurs citations toujours tronquées, notamment pour le très gênant « gesammte » (global au sens de « tout ensemble ») si opposé à nos pratiques de spécalistes. Il fallait être en 1866, au moment où les sciences bio-physico-chimiques ne s'étaient pas encore vraiment éclatées au point de l'incommunicabilité où nous sommes, pour associer Science et Global. C'était opérationnellement contradictoire à très court terme, puisque lorsque le mot sera réutilisé par les auteurs - et hormis les discours a-scientifiques et les compilations non intégrées - le mot ne sera plus appliqué qu'à des objets particuliers (e. g. WARNING, 1895). D'ailleurs, très tôt, SCHROETER & KIRCHNER (1896, 1902) oblitérant ce « gesammte » opposeront l'autécologie (= de l'individu) à la synécologie (des organismes) etc., le dépeçage devait se poursuivre.

Je fais partie de cette génération qui a essayé de faire de l'écologie, d'abord avec les définitions aussi nombreuses que floues que j'ai reçues (et finalement pratiquées... dans l'inconfort), qui a assisté à la montée des mouvements écologistes, leurs revendications accompagnant la prise de conscience que quelque chose ne tournait pas rond dans notre façon d'agir sur notre environnement et qui enfin a contribué aux balbutiements des techniques de prise en compte de l'environnement. Cela s'est accompagné d'un galvaudage du terme écologie d'autant plus facile que les écologues ne savaient pas trop précisément ce qu'ils disaient (écologie politique, pourquoi pas la chimie politique, la physique politique ?) et les ingénieurs écologistes (pourquoi pas les agronomes chimistes et les médecins biologistes ?). Confondre science, mouvement philosophico-politique et technique ne pouvait être que l'avatar normal d'un non-dit : ce qu'est l'écologie.

Je reconnais qu'il ne fallait pas le dire. Cette science était impraticable : être à la fois **scientifique**, c'est-à-dire soumettre tous nos résultats et surtout nos conclusions « à contre-preuve » comme le disait Claude Bernard, ou si l'on préfère « réfutable » pour être popperien selon la mode anglosaxonne, et être général, **global**, cela ne se fait pas concrètement. On peut avoir un discours général, lyrique et bien intentionné, mais on mesure et contrôle sur des objets restreints.

Et pourtant nous savons tous, en tant que spécialistes bornés, que notre pratique scientifique restreinte n'a de sens que si elle (pouvait) s'inscrit (s'inscrire) dans son contexte, pas par le discours, mais opérationnellement. D'où notre volonté de collaborer, d'être interdisciplinaire, d'intégrer, de modéliser (modèles synthétiques).

Par ailleurs, invariablement, c'est à mes yeux **leur critère**, les problèmes environnementaux anthropogènes viennent invariablement d'une carence « interdisciplinaire ». L'étude séquentielle des quelques propriétés étudiées pour apprécier économiquement, valider techniquement et homologuer légalement un pesticide, par exemple, ne porte jamais sur l'action effective de ce produit sur un écosystème... pour la raison simple que les écologues ne savent pas (encore) étudier un écosystème. Toutes nos actions en sont nécessairement, pour une bonne part, aveugles... et comme la puissance de ces actions va croissante avec l'efficacité (monodisciplinaire ou paucidisciplinaire) de nos techniques et de l'énergie que nous dispensons, notre aveuglement finit... par nous sauter aux yeux d'où l'écologisme et la nécessaire technique de l'environnement.

Il ne fallait donc pas le dire car nous aurions tous tourné le dos à cette discipline impraticable, c'est-à-dire simultanément être scientifique (rigoureusement) et global (sans évacuation par le discours). Mais je crois qu'aujourd'hui il faut le dire : l'écologie doit être l'écologie (*sensu* HAECKEL), toute l'écologie et rien que l'écologie

Pour cela, j'ai une confidence à vous faire. C'est possible. Et bien que ceci soit entre nous et contrairement à l'adage, répétez-le !

J'y reviendrai mais avant je veux encore expliquer un petit point. On a dit que l'écologie est une science de synthèse ; comme j'ai viré à cet égard ma cutie, je peux dire non. C'est une science ayant son objet d'étude (*cf.* définition) et comme toute science, elle peut à partir de son objet, appelons le écosystème(s) (en parfaite conformité avec TANSLEY, 1935, que je n'ai pas pu également influencé !). A partir de cette science, on peut évidemment utiliser les apports de la physique (telles les lois fondamentales ou le spectromètre de masse pour les isotopes), de la biologie (étude physiologique, moléculaire…), de la chimie (loi de Gibbs ou spéciations des métaux lourds…). Mais c'est à partir de l'écologie qu'il faut ordonner ses apports et non à partir du désir (compréhensible) de ces disciplines. de se vendre à tout va… Cela pose le problème d'un jugement à partir de critères écologiques… de l'existence d'une science écologique construite. Mais où est-elle ?

Je viens de ferrailler très brièvement, dans un sous-sous-sous groupe informel de travail tentant de contribuer (attention, en 8h de travail !) à définir les priorités environnementales. Avant un consensus s'était établi pour reconnaître que cela devait être interdisciplinaire (et pour cause, voir ci-dessus l'origine des problèmes !) et de fait chaque discipline a fait de son mieux pour contribuer, pour être pièce d'un puzzle… que nul n'assemble car personne n'a l'image-modèle pour assembler le puzzle.

Si j'ai arrêté très vite de ferrailler, c'est que je me suis rendu compte que vivre sa cutie ne suffisait pas, il fallait virer noire cutie.

J'ai en effet dit qu'il fallait créer les moyens de connexion « interdisciplinaire ». On m'a regardé avec stupeur, car il était injurieux d'imaginer que chacun ne les employait pas déjà. De fait, j'avais tort ; depuis fort longtemps conscient des nécessaires collaborations évoquées ci-dessus, chacun en « écologie » a tissé un réseau de collaborations et pratiqué l'interdisciplinaire

Mais je pensais en fait à autre chose : un écosystème réel (forêt, champ de betterave, étang ou prairie normande) ignore nos bornages disciplinaires. Quoiqu'il sort l'écosystème concret, ce terrain d'exercice de nos chimistes, généticiens, physiciens du sol, épidémiologistes des insectes ou des *Rhizoctonia*… requiert pour une amiable compréhension beaucoup, beaucoup plus de spécialistes que ce que humainement nous pouvons faire en tant que spécialiste collaborant à un groupe pauci-disciplinaire (donc interdisciplinaire !). Deux individus n'échangent que verbalement ou par écrit à un moment donné, à quatre .. un seul parle, à dix… toujours un seul… et le temps tourne et nous ne pouvons avoir le temps de lire, de comprendre à fond, les textes de nos collègues de notre propre spécialité… pour les autres, il faut « faire confiance » à la qualité du collègue « adjacent ». Ce n'est plus de la science, mais de la foi, car comment critiquer chez le voisin ce que l'on ne peut faire chez soi ?

Il faut reconnaître cette impuissance dans les collaborations pauci-disciplinaires… et reconnaître que celles-ci, quoique moins réductionnistes que l'approche disciplinaire… n'atteignent pas au niveau de pluridisciplinarité qu'exige l'écosystème. Bref, pas de global ! J'emploie donc transdisciplinaire pour bien dire que je ne limite pas à ce que nous faisons usuellement en terme d'interdisciplinaire. Ce transdisciplinaire n'a que les limites de ce que nous savons tous ensemble sur l'écosphère et ceci sans les limites des contacts formels bilatéraux.

LEGAY, dans une autre tribune (*Acta œcol., Œcol. gen.*, 7, 4), a défendu en écologie l'indisciplinarité… Dans la même optique je défends la disciplinarité.. et il n'y a pas contradiction mais inversion de perspective. IL plaidait pour que les écologues prennent le large par rapport aux contraintes restrictives des disciplines institutionalisées en défendant une indiscipline suffisante pour ouvrir la démarche du scientifique, ouverture induite par les objets de l'écologie. Mais ces approches individuelles enrichies de cette attitude ouverte, si fécondes soient-elles, ne sauraient suffire. Les disciplines sont aussi des groupes de pression conservateurs qui veillent à leurs orthodoxies et marginalisent l'indiscipline.

Mais bon sang où mettre l'écologie ? qui n'est ni biologique, ni chimique, ni agronomique, ni zoologique, ni pharmaceutique, ni mathématique, ni… Mais où créer les chercheurs monodisciplinaires écologues ? Où réunir les informaticiens-écologues créant les systèmes de connexion d'échange de données transdisciplinaires sur nos écosystèmes. Données que nous accumulons tous dans notre petit coin mais qui aujourd'hui pourraient circuler instantement et quelle que soit la discipline « d'origine » et la motivation initiale d'acquisition

Pleurer sur ce gâchis quasi total d'incommunicabilité alors que celle-ci est aisément réalisable ne fait que refléter l'absence d'écologie opérationnelle (1).

Mais où donc classer et défendre les cognitiens qui aideront chaque spécialiste (= expert) à dire ses certitudes et incertitudes dans des systèmes d'expertise permettant « en temps réel » à tout autre chercheur et utilisateur de se servir de ses interprétations des faits et d'en connaître les démarches et limites ? Où enfin classer ces électrons libres que sont les chercheurs bon spécialistes (bien bornés et monodisciplinaires comme je le suis avec les lombriciens) mais qui consacrent disons 70 % de leur temps à l'indiscipline qu'exige la monodiscipline écologique, c'est à-dire à la mise à disposition transdisciplinaire de ses données originales et à l'amélioration en temps réel des échanges ? Ces échanges doivent être directement accessibles aux utilisateurs (qu'ils fussent scientifiques, techniciens ou décideurs, et tenus à jour en temps réel tant pour les données objectives acquises que pour les modalités d'interprétation !

Jusqu'à présent, puisque c'était impossible, ni l'enseignement, ni les institutions, ni les programmes ne font place à cette discipline indomptée qu'est la véritable écologie (*cf.* définiton entière).

L'écologie n'est pas un agrégat de zoologie, botanique, pédologie, mathématique… elle a sa cohérence propre.

Aujourd'hui, elle est possible et je dirai facilement réalisable, si j'oubliai notre inertie intellectuelle et institutionnelle. Le fait de différer sa mise en œuvre ne fait qu'encourager la divagation des discours généraux et la promotion des difficultés environnementales.

On ne pouvait faire de l'écologie… On peut aujourd'hui la faire… faisons la d'abord , il y a 30 ans qu'on nous le demande et que notre carence a écorné notre crédibilité

L'indiscipline ne suffit pas… il faut la discipline rigoureuse et globale d'étude de notre environnement.

(1) Pour les références citées et le mode d'emploi lire « Écologie opérationnelle associée par ordinateur BOUCHE 1990 Masson et Cie Paris ouvrage pour l'authentication mais je n'ai pas le choix) attention ce texte n'est pas drôle car inhabituellement rigoureux les poètes doivent s'abstenir

Call for nominations

ECOLOGY INSTITUTE PRIZES 1991

in the field of Limnetic Ecology

Call for nominations

Financed by research ecologists and non-profit-making, the international Ecology Institute (ECI) has a staff of 41 ecologists marine, terrestrial and limnetic – all of high professional reputation. Neither the director nor any member of the scientific staff receives remuneration.

Every year a jury composed of ECI members selects – in a rotating pattern – prize winners among marine, terrestrial or limnetic ecologists. In 1991, prize winners will be selected in the field of Limnetic Ecology

ECI strives to (1) further the exchange of information between marine, terrestrial and limnetic ecologists, (2) compensate for the lack of balance between analyzing and synthesizing research efforts and thus help to provide more feedback and critical overview for ecological sciences; (3) draw the attention of scientists, administrators, politicians and the general public to important issues resulting from ecological research (4) assist in finding a long-term compromise between the increasingly destructive potential of modern industrial societies and the need for defining and applying measures to protect nature, commensurate with achieving and sustaining the highest possible living standard for man

Taking into account these aims, as well as his or her own field of interest, the winner of the Ecology Institute Prize is requested to author a 200 to 300 printed-page book, to be published by ECI in the series 'Excellence in Ecology' (EE) and to be made available worldwide at cost price. A considerable number of books are donated to libraries in Developing Countries.

EE's concept is different from that of textbooks. In addition to reviewing a certain field of knowledge, it gives the authors a chance to express their personal views on important ecological issues, to interpret current scientific knowledge on the basis of their own experience and insight, and to tell us what, in their opinion, should be done in the future

While there are several international prizes offered now in ecology, the Ecology Institute Prize is unique for 2 reasons: (1) it was established and is financed by research ecologists: (2) the prize gives and takes: it both honors the recipient and requires him/her to serve science which has a greater need now than ever before for critical syntheses of the state of the art. The Ecology Institute Prize is endowed with a stipend of US $ 5000.

Providing adequate nominations are received, a second prize may be awarded honoring a young ecologist who has conducted and published results of uniquely independent, original and/or challenging research representing an important scientific breakthrough: the IRPE PRIZE (International Recognition of Professional Excellence) is endowed with a stipend of US $ 750

PREVIOUS PRIZE WINNERS AND THEIR BOOKS

1986 Marine Ecology.	Tom Fenchel, Helsingør, Denmark – ECI PRIZE. Book 1: 'Ecology – Potentials and Limitations' (Published 1987; price DM 67 plus DM 5 for postage and handling)
	Colleen Cavanaugh, Cambridge, MA, USA – IRPE PRIZE
1987 Terrestrial Ecology:	Edward O. Wilson, Cambridge, MA, USA – ECI PRIZE. Book 2: 'Success and Dominance in Ecosystems: The Case of the Social Insects' (Published 1990; price DM 67 plus DM 5 for postage and handling)
1988 Limnetic Ecology	Gene E. Likens, Millbrook, NY, USA – ECI PRIZE. Book 3: 'Insights from Sustained Ecological Research: An Ecosystem Perspective' (The book is scheduled to appear in 1990)
1989 Marine Ecology:	Robert T. Paine, Seattle, WA, USA – ECI PRIZE. Book 4: 'Ecological Pattern and Process on Rocky Shores' (Tentative title)

(*Please address book orders to Ecology Institute, Nordbünte 23, D-2124 Oldendorf/Luhe, F.R. Germany*)

SELECTION PROCEDURE:

Nominations are welcome from all research ecologists. They should reach the Chairperson of the ECI Jury (see below) before July 31, 1991. Eligible are all ecologists engaged in scientific research (except ECI's director and the Jury's chairperson; Jury members nominated will be replaced by other ECI members). The Jury will select the Prize Winner using the nominations received, as well as their own knowledge of top performers, and their own professional judgement.

Otto Kinne (Director ECI)
Ecology Institute
Nordbünte 23
D-2124 Oldendorf/Luhe
F.R. Germany
Tel 04132/727
Fax 04132/8883

ECI LIMNETIC JURY 1991:

Chairman: J. Overbeck, Max-Planck-Institut für Limnologie, Postfach 165, D-2320 Plön, F. R. Germany;
S. Gerking, Tempe, USA; G. E. Likens, New York, USA,
K. L. Ilelland, Hamburg, FRG, J. G. Tundisi, São Paulo, Brazil;
D. Uhlmann, Dresden, GDR; W. Wieser, Innsbruck, Austria

Nancy / France
14- 18 octobre 1991

Firt call
SYMPOSIUM ON HEALTH AND MANAGEMENT OF FREE-RANGING MAMMALS

Topic : Key-words

Invasion, spread and persistence
of contagious diseases
Toxic, Food selection
Behaviour and ecology of
hosts, vectors, reservoirs and victims
Zoonosis of Carnivores
Population biology of diseases
HosVparasites coevolution
Oral immunization against rabies
Chemioprophylaxy
Baits, biomarkers
Aversion, Repellent
Control of vectors, pest, feral and
stray domestic mammals

Enclose your tentative title of communication to :

1ère annonce
SYMPOSIUM SUR LA SANTÉ ET LA GESTION DES MAMMIFÈRES EN LIBERTÉ

Sujet : mots-clés

Invasion, diffusion et persistance
de maladies contagieuses
Intoxication, choix de la nourriture
Comportement et écologie des
hôtes, vecteurs, réservoirs et victimes
Zoonoses des Carnivores
Biologie des populations malades
Coévolution des hôtes/parasites
Vaccination orale contre la rage
Chimioprévention
Appâts, biomarqueurs
Aversion, Répulsifs
Contrôle des vecteurs, « nuisibles » et
Mammifères domestiques errants

Joindre le titre provisoire de votre communication à :

CNEVA/LERPAS/20ème anniversaire
BP N° 9 - 54220 Malzéville (FRANCE)
Tel: (33) 83 29 26 08 facsimilé : (33) 83 29 33 13

ACTES DE LA JOURNÉE DU 20 MARS 1991
« L'ÉCOLOGIE, VERS UNE NOUVELLE POLITIQUE SCIENTIFIQUE ? »

Ces actes sortiront sous la forme d'un fascicule supplémentaire du Bulletin d'Ecologie. Le prix de ce fascicule est de : 50,00 F pour les abonnés et participants, 80,00 F pour les autres personnes.

Commandes à adresser à la Direction du Bulletin d'Écologie.

CRÉATION, AU SEIN DU RÉSEAU ARBRES TROPICAUX D'UN GROUPE DE TRAVAIL

Plantes à usages multiples de la flore africaine

Dans les forêts et les savanes, les hommes prélèvent le bois, mais aussi, et surtout, un ensemble de produits dits « secondaires » : racines, écorces, feuilles, fruits, sèves, gommes, résines, rotins, lianes.. Utilises bruts ou après transformation, ils ont une grande valeur pour les populations : nutrition, pharmacopée, artisanat, construction, commerce, religion...

Au sein du ***Réseau Arbres Tropicaux***, je propose à ceux qui s'intéressent aux utilisations multiples des arbres et des végétaux forestiers de constituer un groupe de travail Ce groupe aurait comme objectif que les praticiens de terrain se connaissent pour rompre leur isolement, échanger des informations, des observations, des publications Plusieurs volets peuvent être envisagés : inventaires, noms vernaculaires, utilisations, transformations, commercialisation, multiplication des espèces intéressantes .. Si les activités de ce groupe se développent, une réunion de travail pourrait être envisagée l'an prochain

L'objectif premier est d'établir un fichier des chercheurs intéressés a partir des réponses reçues Une feuille mensuelle sera diffusée à partir de Brazzaville qui répercutera les résultats de cette initiative Veuillez indiquer votre nom, adresse (s), mots clés de vos activités de recherche, localisation géographique, taxons étudiés, produits-bruts ou transformés - axes de recherche, publications.

Contact : Jean-Pierre PROFIZI - BP 2820 Brazzaville
République Populaire du CONGO

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES
— *CONTENTS* —
VOLUME 21, 1990

ANDRÉ J., GENSAC P. & GAUTIER M. — La régénération dans la pessière à myrtille. Description préliminaire de deux stations dans les Alpes septentrionales internes
Regeneration in a spruce forest with bilberries. Case of two stations in the internal Northern Alps ..... **51 (1)**

BERNARD J.Y. & ROLLAND R. — Remise en état du marais de Grande-Brière Mottière : projet de restauration des piardes.
Restoration of the Grande-Brière Mottière marsh overhauling's project of the stretches of water .... **15 (3)**

BRUNEL C., BRUNEL E. & FRONTIER S. — Structure spatio-temporelle d'un peuplement de Diptères Dolichopodidae le long d'un transect culture/côteau calcaire/vallée humide (vallée de la Somme).
Spatio-temporal structure of populations of Dolichopodidae Diptera along a transect cultivated field-limestone slope/wet bottom (Somme river, France) **97 (2)**

BRUNHES J. & VILLEPOUX O. — Etudes structurales et dynamiques sur les écosystèmes de tourbières acides. II le peuplement des Diptères limonides.
Studies on structure and dynamics of acid peat bog ecosystems. II. The Diptera limonitidae communities **91 (4)**

CUSSET G., MAKANY R. & ELKAIM B. — La distribution des abondances spécifiques après immigration.
The abundance distribution after immigration .. ... **111 (4)**

DJELLALI N. & ROZE F. — La matière organique d'un sol de steppe à Alfa (Algérie) après paillage. Caractérisation des fractions granulométriques.
The organic matter of an Algerian steppiclands soil Caracterisation of the particle size fractionations **83 (4)**

DOCHE B. — Les successions articulées autour des landes a *Calluna vulgaris* dans le Massif central francais. Comparaisons avec quelques autres systèmes à Ericacées
The plan succession which depend on Calluna vulgans *heathlands (Massif central, France). Comparisons with others Ericaceae heathlands* **43 (1)**

DONCASTER C.P. — Tribune : Quelques conseils pour écrire un article scientifique en Anglais.
Advice to French speakers on writing a scientific article in English **129 (2)**

ELIE P., E. FEUNTEUN & RIGAUD C. — Le domaine paralique de la côte atlantique française : fonctions écologiques pour les espèces exploitées-impact des aménagements.
The Inshore brackish Water Domain of the French Atlantic Coast · Ecological Functions for the Exploited Species : Impact of Physical Development. .... **33 (3)**

GORDON I.J., DUNCAN P., GRILLAS P. & LECOMTE T. — L'utilisation des herbivores domestiques pour conserver la richesse biologique des zones humides européennes.
The use of domestic herbivores in the conservation of the biological richness of European wetlands. ..... **49 (3)**

HAURY J., MEROT P. & RIVIERE J.-M. — Dépnse et intensification dans deux zones humides de Bretagne
Under-utilization and intensification in two Brittany wetlands. ..... **61 (3)**

KARAMAOUNA M. — On the ecology of the soil Macroarthropod community of a Mediterranean pine forest (Sophiko, Peloponnese, Greece).
On the ecology of the soil Macroarthropod community of a Mediterranean pine forest (Sophiko, Peloponnese, Greece). ..... **33 (1)**

KARAMAOUNA M. — Contribution to the study of post-embryonic development and life cycle of Millipedes : the case of two chordeumatidan species living in mediterranean ecosystems of Greece. ..... **105 (4)**

LARSON J.S. - Les bases scientifiques pour la restauration et la création des zones humides.
Adequacy of the science base for wetland restoration and creation. ..... **11 (3)**

LEFEUVRE J.-C. — La troisième Conférence Internationale sur les Zones Humides d'Intecol, Rennes, 1988.
Communication presented at the Intecol's Third International Wetlands Conference, Rennes, 1988 .. **3 (3)**

LEMÉE G. — Evolution du paysage dans la forêt de Fontainebleau au cours des cinq derniers millénaires
Landscape evolution in the Fontainebleau forest area (France) during the last five millenia **119 (4)**

MERONA (de) B. — Peuplements de poissons et pêche dans un lac de plaine inondée en Amazonie centrale.
Fish communities and fishing in a foodplain lake of central Amazonia ..... **71 (3)**

MERZOUKI A. & LOSSAINT P. — L'impact du déboisement sur le compartiment « matière organique » d'un sol rouge méditerranéen.
Clear cutting impact on the organic matter in a red Mediterranean soil. ..... **83 (2)**

MITJA D. & PUIG H. — Phytomasse de la strate herbacée de cinq jachères en zone de savane humide (Booro-Borotou, Côte d'Ivoire)
Phytomass of the herbaceous layer of five fallows in the humid savana (Booro-Borotou, Ivory Coast). .... **19 (1)**

MULLER S. — Originalité phytogéographique et conservation des tourbières du pays de Bitche (Vosges du Nord, France).
Phytogeographical originality and conservation of peat bogs of « Pays de Bitche » (North of the Vosges Mountains, France). ..... **65 (3)**

Paul PESSON (1911-1989). *Paul PESSON (1911-1989)* **81 (2)**

POKORNY J., KVET J. & ONDOK J.-P. — Le fonctionnement de la végétation dans les étangs de pisciculture intensive.
Functionning of the plant component in densely stocked fishponds **44 (3)**

RIOUX J.A., DEREURE J. & PERIERES J.—Approche écologique du « risque épidémiologique ». L'exemple des leishmanioses
The types of eco-épidemiological risk in the leishmaniasis **1 (1)**

TABLE DES MATIÈRES (suite)
— *CONTENTS* —
VOLUME 21, 1990

ROBERT J.-M. — Un exemple de développement de l'aquaculture en France : les polders de la Baie de Bourgneuf.
An example of development for aquaculture in France : the shellfish-culture polders in the bay of Bourgneuf 39 (3)
RYBARCZYK H., DESPREZ M., DUCROTROY J.-P. & ELKAIM B. —La Baie de Somme (France) : une zone littorale essentielle de la Manche.
The bay of Somme (France) : a key-littoral zone to the English Channel 25 (3)
SAINT-PAUL U. — Intérêt des poissons néotropicaux pour le développement de l'aquaculture en Amazonie.
Advantages of neotropical fish species for aquaculture development in Amazonia 77 (3)
SCOTT FEIERABEND J. — L'accroissement des ressources des zones humides par la restauration et la création : une prospective.
Prospects for increasing wetland resources by restoration and creation. . . 7 (3)
SEVRIN-RAYSSAC J. — Utilisation du sulfate de cuivre et de la simazine dans les étangs de pisciculture. Actions sur la faune conditionnant le rendement piscicole.
The use of copper sulfate and simazine in fish ponds: Effects on the fauna influencing fish production. 89 (2)
SEVRIN-REYSSAC J. — La gestion de l'eau dans le cours inférieur de la rivière Orge (département de l'Essonne, France). Rôle de l'intervention humaine dans les processus d'autoépuration
Environmental conditions and phytoplankton in the Orge River and in three overflow pools (Essonne, France), . 128 (4)
TURNER R E. — L'aménagement des zones humides côtières de Louisiane.
Managing wetlands in coastal Louisiana for plants, waterfowl, fish and other animals. 21 (3)

Resumés de theses. *Summary of thesis* 63 (1), 119 (2), 137 (4)
Analyses d'ouvrages *Book Reviews* . 69 (1), 121 (2), 149 (4)
Vie de la Société — *Life of the Society* 73 (1)
Vie de l'Écologie. — *Life of Ecology*. . . . 157(4)

QUETZAL
COMMUNICATIONS
28 rue des Cailloux
92110 Clichy
(1) 47 30 24 48

Ce numéro du Bulletin d'Écologie a été réalisé par
QUETZAL COMMUNICATIONS
pour la Société d'Écologie

Achevé d'imprimer par

PARA GRAPHIC

31240 L'UNION (Toulouse)
Tél. (16) 61.74.27.67
Dépôt légal : Juin 1991

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1er janvier 1990)

Le **Bulletin d'Ecologie** publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Écologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du Bulletin, figures, tableaux bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 1 à 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 X 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre ;
• Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
• L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
• Le résumé en français et le « summary » en anglais d'une vingtaine de lignes dactylographiées chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point;
• La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du **Bulletin**, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 X 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants:

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester: 175 p.

GARAY, J. & NATAF, L., 1982.—Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations sous Mac Draw™ et Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction .
Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

TARIF ABONNEMENT POUR LE TOME 22

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE ET C.E.E	100 F	275 F	375 F
AUTRES PAYS	100 F	350 F	450 F
Étudiants et Stagiaires	50 F	140 F	190 F

COLLECTIVITÉS :	H.T	T.V.A. 2,1 %	T.T.C
FRANCE	509,30 F	10,70 F	520 F
Agence et libraires (remise 10 %)	458,37 F	9,63 F	468 F
ÉTRANGER	528,89 F	11,11 F	540 F
Agences et libraires (remise 10 %)	476,00 F	10,00 F	486 F

BIBL. DU MUSEUM PARIS

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE C/o
Secrétariat Faune-Flore,
57 rue Cuvier
75231 PARIS Cedex
Tél. 43.36.54.22
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances devront être adressées directement à :

BULLETIN D'ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy
Téléphone : 60.46.48.51. Télécopie : 60.46.57.19.

***IMPORTANT** : Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE**.*